

RECHERCHES
MORPHOLOGIQUES, HISTOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES
SUR
L'APPAREIL DIGESTIF

DE LA
SANGSUE
(*Hirudo medicinalis* Lin.)

PAR
CAMILLE SPIESS

Avec les planches 5, 6 et 7.

INTRODUCTION

Depuis ces dernières années, grâce au développement considérable de la biologie, et particulièrement de la cytologie, l'histologie a pris une place de plus en plus importante dans l'étude des manifestations de la vie. On a reconnu que pour élucider les nombreux problèmes que nous pose la physiologie des invertébrés, il fallait avoir recours à elle, comme étant seule capable de nous donner les éléments d'explication d'une foule de phénomènes inhérents à la matière vivante elle-même. Ce qui nous a surtout engagé à entreprendre l'étude de la fonction digestive chez les Vers, c'est l'intérêt qui s'attache à cette fonction chez des êtres, privés pour la plupart de glandes digestives proprement dites, analogues aux glandes gastriques et aux glandes annexes du tube digestif des Vertébrés.

En outre, la fonction digestive présente une grande importance au point de vue biologique en tant que, selon nous, elle peut servir de critérium absolu, dans l'état primitif de la substance vivante, tel que nous le présentent les êtres unicellulaires, pour distinguer l'animal d'un végétal. Elle est exclue chez ce dernier par un acte d'assimilation directe, qui est la fonction chlorophyllienne, et qui est liée à la présence, dans la cellule végétale, de chloroleucites; la cellule animale, au contraire, est toujours *obligée* de digérer, c'est-à-dire de passer par un acte d'assimilation indirecte.

Nous ne pouvons insister ici sur cette différence fonctionnelle de la substance vivante, mais il est certain qu'elle est à la base de l'évolution si différente des deux règnes vivants. Le présent travail est le commencement d'une étude, que nous nous proposons de poursuivre, sur les modifications subies par l'appareil digestif chez les divers représentants de l'embranchement des Vers; nous avons l'intention de faire quelques expériences en vue de déterminer comment ces animaux digèrent, et contribuer, nous l'espérons, en quelque mesure, à faire connaître l'évolution de la fonction digestive.

Avant d'exposer les différents chapitres de ce travail, il nous tient à cœur d'adresser ici nos très sincères remerciements à notre cher maître, M. le professeur Emile YUNG, pour ses conseils, qui ne nous ont jamais fait défaut, ainsi que pour sa bienveillance à notre égard, que nous n'avons pas cessé d'apprécier pendant le temps que nous avons passé dans son laboratoire.

Qu'il nous soit permis de remercier M. le professeur BEDOT, directeur du Musée d'Histoire Naturelle, pour l'amabilité avec laquelle il a mis à notre disposition la bibliothèque du Musée; M. le docteur Otto FUHRMANN, professeur de zoologie à l'Académie de Neuchâtel, pour les excellents conseils qu'il nous a donnés au sujet de la technique microscopique; M. le docteur

J.-L. PREVOST, professeur de physiologie à la Faculté de Médecine, qui nous a permis de faire quelques expériences dans son laboratoire.

HISTORIQUE

Si l'état actuel de nos connaissances sur la physiologie des animaux inférieurs laisse encore beaucoup à désirer, il faut en rechercher la cause dans le grand nombre des problèmes que nous pose encore leur structure intime.

Les progrès de la technique microscopique, réalisés dans ces dernières années, ont beaucoup contribué à nous la faire connaître, néanmoins, il reste encore beaucoup à faire dans un champ aussi vaste.

Parmi les questions qui n'ont pas reçu de réponses définitives, on peut citer l'histologie comparée de l'appareil digestif des Invertébrés et particulièrement des Hirudinées; il n'existe que quelques données éparses sur la structure de l'appareil digestif de la Sangsue, c'est pourquoi nous avons entrepris son étude. Avant d'exposer nos recherches sur ce sujet, nous voulons énumérer les principaux travaux qui ont été publiés sur la structure et les fonctions de l'appareil digestif de la Sangsue.

Il faut remonter à 1739 pour trouver les premières indications anatomiques précises sur le tube digestif de la Sangsue. A cette époque, MORAND décrit le tube digestif (estomac et intestin) sous forme d'un canal rectiligne, médian, s'ouvrant à droite et à gauche dans des poches plus larges que le tube principal. En 1783, DU RONDEAU donne une description assez exacte du tube digestif; il décrit l'anus que POUPART avait déjà entrevu. THOMAS, en 1806, signale dans la paroi du tube digestif des fibres musculaires à diverses directions et espacées les unes des autres; elles ont aussi été reconnues par KNOLZ (1820).

En 1809, VITET publie un travail très détaillé sur la Sangsue médicinale, dans lequel il décrit trois tuniques minces et transparentes dans la paroi stomacale.

Dans son traité sur la Sangsue médicinale (1816), JOHNSON compare le système digestif d'*Hirudo* à celui d'*Aulastomum*. En 1817, KUNTZMANN donne une assez bonne description du tube digestif; il distingue l'estomac, région des poches latérales où le sang s'accumule pour être digéré, et l'intestin. Entre ces deux portions essentielles du tractus, il décrit un canal étroit, qui naît de la dernière chambre gastrique entre les grandes poches de la 11^{me} paire, et qui, avant de déboucher dans le rectum, se dilate en deux renflements latéraux.

En 1826¹ apparaît la « Monographie de la famille des Hirudinées » de MOQUIN-TANDON, qui renferme une description du tube digestif de la Sangsue ainsi que quelques données sur sa structure; il désigne sous le nom de *tissu hépatique* la couche pigmentaire qui entoure le canal alimentaire dans sa région moyenne et postérieure, et qui a été considérée par plusieurs auteurs² comme remplissant les fonctions d'un foie.

Il est à remarquer que les travaux, que nous venons de passer en revue, ne renferment aucune donnée histologique; les auteurs se sont surtout occupés de la morphologie des organes de la digestion. VIREY, en 1825, signale les plis très accentués que forme la muqueuse dans les poches gastriques.

En 1833, BRANDT publie une monographie sur les organes et les fonctions de la Sangsue médicinale, dans laquelle il décrit pour la première fois les *glandes salivaires* avec leurs canaux excréteurs qui aboutissent dans le pharynx. Dans ses « Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée des animaux », MILNE-EDWARDS passe en revue l'anatomie du canal digestif des Hirudinées; il constate que dans le tube digestif de la Sangsue le

¹ C'est la date de la première édition.

² KUNTZMANN, MILNE-EDWARDS, CARUS, BRANDT, BOJANUS, BLAINVILLE, etc.

système glandulaire est très peu développé, ce qui explique la lenteur avec laquelle cet animal digère; l'auteur pense en outre que la substance verte, sécrétée par les cellules du tissu péri-intestinal est un produit biliaire.

Dans le tome II de ses « *Parasiten des Menschen* », paru en 1863, LEUCKART décrit le tube digestif au point de vue morphologique; il affirme l'existence de fibres musculaires dans ses parois, et fait remarquer que les conduits excréteurs des glandes salivaires se terminent dans les mâchoires, entre les dents desquelles ils déversent au dehors le produit de sécrétion de ces organes.

Dans son « *Traité d'histologie de l'homme et des animaux* » (1866), LEYDIG étudie les glandes intestinales des Invertébrés et reconnaît que les longs cæcums accouplés d'*Hæmopsis* et d'*Hirudo* ont une nature glandulaire, par le fait que les cellules épithéliales qui les tapissent renferment de gros globules.

En 1880, RAY-LANKESTER publie quelques observations sur l'anatomie microscopique de la Sangsue; il admet, comme LEYDIG, la nature glandulaire des cellules épithéliales des poches stomacales, et en donne une description superficielle. C. VOGT et E. YUNG, dans leur « *Traité d'anatomie comparée pratique* » (1888), décrivent dans l'estomac de la Sangsue un épithélium formé de petites cellules en pavé et n'admettent pas la présence de fibres musculaires dans ses parois. HENKING (1892) a étudié au moyen d'injections la morphologie du tube digestif; d'après lui les 11 paires de poches latérales, qui caractérisent sa région moyenne, ne sont pas le résultat d'une différenciation morphologique du tractus, mais l'effet d'un rétrécissement mécanique de sa cavité.

Dans un travail de RAKOWSKI (1896), nous trouvons quelques détails histologiques et morphologiques sur le passage entre l'estomac et l'intestin. Il décrit la structure du sphincter pylorique ainsi que la musculature de la paroi stomacale, et attire l'attention sur les deux renflements latéraux que présente la portion initiale de l'intestin.

E. PERRIER, dans son « Traité de zoologie » (1897), décrit quatre régions dans le tube digestif de la Sangsue : l'œsophage, l'estomac, l'intestin ou région gastro-iléale et le rectum. Il considère l'estomac comme une sorte de jabot, n'ayant pas de parois glandulaires.

Dans son « Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere » (1902), SCHNEIDER mentionne dans le tube digestif de la Sangsue une seule sorte de cellule (Nährzelle) et constate que, nulle part, ses éléments ne portent de cils vibratiles.

La physiologie, de même que l'histologie, n'a donné lieu à aucun travail important ; du reste chez la plupart des Invertébrés nos connaissances sur la physiologie de la digestion sont encore très imparfaites. et, à cet égard, il semble que le groupe des Vers ait été particulièrement délaissé. Ce groupe présente cependant un réel intérêt, si l'on considère que chez ses représentants la fonction digestive a lieu sans le concours de glandes digestives proprement dites. Les éléments glandulaires ont conservé chez eux leur caractère originel, c'est-à-dire qu'ils sont encore diffus dans le tractus intestinal. C'est, du reste, la conclusion à laquelle nous a conduit leur étude chez la Sangsue, où ils ne présentent pas la différenciation organique, que l'on rencontre déjà chez les Mollusques et les Arthropodes, par suite de la division du travail physiologique. Les premières recherches sur la physiologie comparée de la digestion sont dues à KRUKENBERG (1877) ; cet auteur n'étudia les phénomènes de la digestion que chez quelques Vers (*Lumbricus*, *Spirographis*, *Arenicola*), et d'une façon très imparfaite ; il trouva constamment chez eux un enzyme ressemblant à la trypsine des Vertébrés ; plus tard (1882), il poursuivit ses recherches sur d'autres espèces de Vers et particulièrement sur l'Aphrodite. KRUKENBERG (33, 34¹), parvint à obtenir des cæcums intestinaux de cette Annélide un extrait très

¹ Les chiffres gras placés entre parenthèses renvoient à l'index bibliographique, page 234.

actif, digérant les substances albuminoïdes en milieu neutre ou alcalin. Il voulait démontrer que les caecums du tube digestif de l'Aphrodite sont des organes glandulaires, sécrétant un suc digestif. DARBOUX, en 1899, reprit la même question ; il montra que l'épithélium, qui tapisse intérieurement ces organes, est formé de deux sortes de cellules, et qu'à côté d'éléments sécrétant normalement un ferment digestif, il existe d'autres cellules excrétrices qui absorbent le carmin d'indigo. Au point de vue physiologique, l'auteur compare ces organes au foie des Mollusques Pulmonés et Nudibranches.

Dans ses « Recherches sur la digestion des substances albuminoïdes chez quelques Invertébrés » (1878), FRÉDÉRICQ opéra sur plusieurs espèces de Vers et en particulier sur *Hæmopis vorax*. Il résulte de ses expériences, qui du reste ne sont pas très concluantes, que le suc digestif extrait de cette Hirudinée digère la fibrine en milieu alcalin. Il résulte des expériences de STIRLING et BRITO (37) sur les modifications subies par le sang dans le tube digestif de la Sangsue (1882), que la digestion du sang est très lente ; après trois mois on trouve encore des corpuscules sanguins intacts.

En 1884, MARCHESINI publie un travail sur les organes digestifs et sur la digestion chez la Sangsue médicinale, qui est un extrait de sa monographie des Hirudinées. L'auteur arrive aux mêmes conclusions que FRÉDÉRICQ, par une méthode différente il extrait de l'intestin un ferment digérant la fibrine en milieu alcalin ¹ ; cependant ses expériences demandent à être vérifiées.

L'auteur donne en outre quelques observations sur les modifications subies par le sang dans le tube digestif, étudiées également par PALLAS (36), FABINI et BENEDETTI (29). A la suite d'expériences physiologiques, MARCHESINI conclut que le tissu

¹ Une digestion dans le même milieu a été reconnu par WILLEM et MINNE (38) chez le Lombric.

coloré, qui entoure le tube digestif, sécrète une substance analogue à de la bile.

Quant aux organes annexes du tube digestif, BRANDT en 1833, décrit pour la première fois les petites vésicules blanchâtres, qui entourent le pharynx et qu'il désigna du nom de *glandes salivaires* ; il leur décrit des canaux excréteurs débouchant dans l'œsophage. LEUCKART (1863) signale le fait que les canaux excréteurs des glandes péripharyngiennes aboutissent aux mâchoires, où ils se ramifient pour déboucher au dehors entre les dents. En 1884, BOURNE publie ses recherches anatomiques sur les Hirudinées, qui confirment les résultats obtenus par LEUCKART au sujet de la terminaison des canaux excréteurs. La même année, RÉMY SAINT-LOUP affirme que les conduits des glandes en question ne débouchent ni dans l'œsophage, ni dans l'estomac.

Les premières recherches sur les propriétés de la sécrétion des glandes péripharyngiennes sont dues à HAYCRAFT (1884), qui démontra que leur extrait aqueux ainsi que celui des glandes prostomales empêchent le sang de se coaguler. En 1893, LEUCKART publie de nouvelles observations sur les glandes péripharyngiennes par lesquelles il établit d'une façon très précise les rapports de leurs conduits excréteurs avec les mâchoires.

Dans une étude sur la structure des mâchoires et des glandes salivaires de la Sangsue (1894), CROCKEWIT arrive aux mêmes conclusions que LEUCKART au sujet des conduits excréteurs ; l'auteur donne ensuite une description des glandes elles-mêmes, et pense que la substance qu'elles sécrètent est un nucléoprotéide.

En 1896, BERTELLI publie des recherches à la fois histologiques et physiologiques sur les *Glandule perifarinee e sulle Glandule labiali della « Hirudo medicinalis »* d'où il ressort, contrairement à l'opinion de CROCKEWIT, que les glandes péripharyngiennes seules sécrètent la substance qui empêche la

coagulation du sang. L'auteur admet aussi que les conduits ex-créteurs des glandes aboutissent entre les dents qui terminent le bord libre des mâchoires ; il décrit des anastomoses de ces canaux et démontre expérimentalement que la sécrétion des glandes en question empêche le sang de se coaguler et qu'elle conserve ses propriétés *in vitro*.

En 1897, S. APATHY publie un travail sur la structure et la fonction des *Halsdrüsen* de la Sangsue, dans lequel il montre que la sécrétion, qui se forme à l'intérieur des cellules glandulaires, est indépendante de l'âge de l'animal, de l'époque de l'année et de la succion.

Le tissu pigmentaire, qui entoure les parois du tube digestif, n'a donné lieu qu'à quelques observations, pour la plupart contradictoires.

MOQUIN-TANDON (1846) le décrit sous le nom de *tissu hépatique* et avec lui plusieurs auteurs le considèrent comme remplissant les fonctions d'un foie.

MILNE-EDWARDS pense que la matière verdâtre, que renferment ses cellules, est un produit biliaire (1859).

LEYDIG, dans son histologie comparée (1866), est le premier qui reconnaît la véritable nature et la signification morphologique de ce tissu, qu'il décrit comme formé de tissu conjonctif, entourant les organes dans l'absence d'une cavité du corps.

RAY-LANKESTER, en 1880, le décrit sous le nom de *bothryoïdal tissue* et BOURNE (1884) l'appelle *calomic épithelium* ; il admet que les cellules du tissu bothryoïdal sont migratrices et qu'elles forment la paroi des capillaires sanguins.

KOWALEVSKY admet aussi que ces cellules forment les parois des vaisseaux sanguins (1896).

En 1885, KUKENTHAL publie des recherches qu'il a faites sur les cellules du tissu péri-intestinal ; il pense que ces éléments, qu'il appelle *Chloragogenzellen*, proviennent des cellules endothéliales de la cavité du corps et qu'elles sont capables de migrer.

Selon lui, elles apporteraient aux tissus des substances nutritives empruntées au sang, et en outre rempliraient une fonction excrétrice. Les granulations d'excrétion, que leur cytoplasma renferme, se forment aux dépens du sang contenu dans les vaisseaux, d'après l'auteur. CUÉNOT (1897) admet, chez les Oligochètes, que les granulations de ces cellules sont de nature nutritive.

En 1899, GRAF reconnaît par des expériences physiologiques que les cellules du tissu péri-intestinal remplissent une fonction d'excrétion et il les appelle *Excretophoren*. L'auteur les rapproche, ainsi que SCHNEIDER (1902), des cellules chloragogènes des Oligochètes.

EXPOSÉ DE LA TECHNIQUE

Avant d'aborder l'histologie, nous tenons à dire quelques mots des méthodes techniques que nous avons employées.

L'usage de tel ou tel réactif varie suivant le but que l'on se propose, aussi est-il indispensable de noter soigneusement leur action dans chaque cas particulier.

La particularité, que présente la Sangsue, dans l'absence d'une cavité du corps, ne permet pas d'isoler son tube digestif des tissus qui l'entourent, aussi est-on obligé de recourir à des procédés spéciaux pour la fixation de ses éléments.

Nous avons toujours anesthésié nos exemplaires par les vapeurs de chloroforme, ce qui facilite beaucoup les opérations. Un premier procédé que nous avons employé pour fixer les éléments du tube digestif consiste à lui injecter directement le liquide fixateur, au moyen d'une fine canule de verre introduite dans la bouche ; on peut s'assurer encore de la pénétration du liquide en débitant l'animal en petits fragments que l'on immerge ensuite dans la même solution, en ayant soin de la renouveler.

Un autre procédé, qui nous a également donné de bons résultats, consiste à écorcher rapidement l'animal par sa face dorsale,

afin de mettre à nu le tube digestif ; l'animal, bien étalé sur une plaque de liège, est ensuite plongé dans le fixatif.

La dissection de l'animal doit se faire sur le vivant, et à sec ; en outre il est indispensable, après cette opération, de plonger l'animal aussi rapidement que possible dans le fixatif afin que les éléments du tube digestif arrivent encore vivants au contact du liquide, sans avoir subi aucune altération de la part des agents extérieurs.

Parmi les liquides fixateurs proposés par les auteurs, nous nous sommes servi :

D'une solution saturée de sublimé acétique à 5 ou 10 $\frac{0}{0}$; la présence de l'acide facilite beaucoup la pénétration du fixatif en sorte que la durée de son action ne doit pas dépasser 30 minutes.

Du liquide de FLEMMING (mélange fort) :

Acide chromique à 10 $\frac{0}{0}$	15 parties
Acide osmique à 1 $\frac{0}{0}$	80 —
Acide acétique cristallisable	10 —
Eau distillée	95 —

Du liquide de PÉRENYI :

Acide nitrique à 10 $\frac{0}{0}$	40 c. c.
Alcool absolu	30 —
Solution aqueuse d'acide chromique à 0,5 $\frac{0}{0}$	30 —

Du liquide de RABL :

Sublimé sol. sat. aq	1 vol.
Acide picrique sol. sat. aq.	1 —
Eau distillée	2 —

De la solution picro-nitrique de Paul MAYER :

Eau distillée	100 parties
Acide nitrique (25 $\frac{0}{0}$ Az ² O ⁵)	5 —
Acide picrique, jusqu'à saturation.	

D'alcool absolu.

Le sublimé acétique nous a donné les meilleurs résultats, à condition de l'employer à froid et de ne pas le faire agir plus de 30 minutes ; en outre il est indispensable, pour avoir de bonnes préparations, de procéder à un lavage très soigné, car un excès du réactif altère les tissus. On se sert pour cela d'une solution d'iode dans l'alcool à 70°, qui doit prendre une couleur vin de Marsala. Le lavage doit se faire par décolorations successives, jusqu'à ce que l'alcool ne se décolore plus, et que, par ce fait, le sublimé soit complètement absorbé. Ceci est d'une grande importance, car le sublimé subit une réduction dans les tissus, sous forme de grains noirs, microscopiques.

Une fois lavée, la préparation est durcie par déshydratation, on la plonge pour cela dans la série des alcools (70°, 80°, 95° et absolu) ; elle doit séjourner au moins 24 heures dans chacune de ces solutions. Nos coupes, d'une épaisseur moyenne de 5 μ ., ont été toutes pratiquées après inclusion dans la paraffine ; auparavant, il faut avoir soin de bien éclaircir la préparation au moyen de xylol, de chloroforme ou d'essence de cèdre.

Les principales méthodes de coloration que nous avons employées, ont presque toujours été appliquées à la coloration sur coupe ; celle-ci présente de grands avantages sur la méthode de coloration *in-toto*, en ce qu'elle permet d'obtenir une élection beaucoup plus grande des diverses parties ainsi que des sécrétions cellulaires. En outre, elle permet l'emploi des doubles colorations qui, dans un grand nombre de cas, peuvent rendre de grands services. Après avoir été collées avec l'albumine, les coupes sont portées du xylol dans l'alcool absolu et l'eau distillée, pour être ensuite colorées ; il est bon d'intercaler un séjour dans l'alcool faible avant de les porter dans l'eau.

L'emploi des différentes matières colorantes, dont nous nous sommes servi, est très variable et dépend du but que l'on se propose : on trouvera dans les chapitres suivants l'indication de

leur action dans chaque cas particulier, ce qui nous dispense d'en donner ici une description détaillée.

Pour ce qui concerne les colorations combinées, nous nous sommes servis de l'hématoxyline de BOEHMER et d'éosine (sol. aq. 0,5 ‰); de l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN et d'acide picrique (sol. sat. 1 partie, eau distillée 2 parties); de vert de méthyle et d'éosine. Parmi les colorants plasmatiques, le carmin boracique donne de bons résultats à condition de bien laver les coupes dans une solution d'acide chlorhydrique (0,5 ‰ dans alcool à 70°); pour les colorations nucléaires, nous avons utilisé l'hémalum de P. MAYER et l'hématoxyline de DELAFIELD.

Outre la méthode des coupes, nous avons fait usage dans un grand nombre de cas, de la méthode de dissociation à l'état frais dans la solution physiologique (0,75 ‰ de chlorure de sodium). Nous recommandons beaucoup cette dernière méthode, lorsqu'elle est praticable, car l'examen des éléments vivants est toujours préférable à l'emploi des fixatifs qui, bien souvent, produisent des altérations, en sorte que l'on obtient des images qui ne sont pas absolument l'expression de la vérité.

PREMIÈRE PARTIE

LE TUBE DIGESTIF

I. — Morphologie du tube digestif d'*Hirudo medicinalis*.

Avant d'exposer les résultats de nos recherches sur la structure de l'appareil digestif de la Sangsue, nous voulons résumer l'état actuel de nos connaissances sur sa morphologie, en élucidant quelques points spéciaux.

Les confusions, que l'on rencontre dans la littérature au sujet de la description du tube digestif d'*Hirudo* et les données contradictoires fournies par la plupart des auteurs qui s'en sont occupé, proviennent en grande partie du manque de connaissances positives que nous avons sur sa structure et ses fonctions.

Le tube digestif de la Sangsue (*Hirudo medicinalis* Lin.) occupe l'axe de l'animal, recouvrant les sacs testiculaires, les ampoules néphridiennes et la chaîne nerveuse ganglionnaire ; il est intimement réuni aux parois du corps par des brides conjonctives et musculaires.

Les organes de la digestion se composent essentiellement de deux parties : le tube digestif et les organes annexes que nous aurons à considérer séparément.

Le tube digestif (Pl. 5, fig. 1) mesure 0^m,11 de longueur et s'étend en ligne droite de la bouche à l'anus sans présenter de circonvolutions.

En disséquant une Sangsue par sa face dorsale, on l'aperçoit à première vue grâce à la coloration blanchâtre de ses parois, que nous avons cherché à expliquer. Elle s'observe d'une façon encore plus sensible en plongeant l'animal ouvert dans une so-

lution de sublimé acétique à 5 $\frac{0}{0}$. Au bout d'une demi-heure le tube digestif prend une apparence blanchâtre, et se distingue très nettement de la musculature du corps qui garde une teinte nacrée ; nous en reparlerons à propos de la structure de sa paroi. En exposant, au cours de ce chapitre, les principaux faits relatifs à l'anatomie macroscopique du tube digestif, nous dirons un mot des procédés qui nous ont permis de les vérifier.

Nous pouvons lui distinguer trois régions :

1° *Région antérieure* : comprenant la cavité buccale avec les trois mâchoires et le pharynx (œsophage).

2° *Région moyenne ou stomacale* : comprenant le canal médian qui va du pharynx à l'intestin, avec ses 11 paires d'appendices latéraux.

3° *Région postérieure ou intestinale* : comprenant l'intestin proprement dit et le rectum (cloaque).

§ I. RÉGION ANTÉRIEURE.

Cavité buccale. — La cavité buccale (Pl. 5, fig. 1, *cb*) est située à l'intérieur de la ventouse antérieure et s'étend sur une longueur de 0^m,002; elle est limitée dorsalement par une lèvre proéminente en forme de lancette, et par une lèvre ventrale plus courte, formant les bords de la ventouse, qui, pendant la succion, sont appliqués contre les parties que l'animal a choisi comme point d'appui.

Postérieurement, la cavité buccale est limitée par les mâchoires en forme de demi-lentilles biconvexes, qui la séparent du pharynx. Elles sont au nombre de trois, l'une supérieure et médiane (fig. 1, *m*), les deux autres inférieures situées latéralement et formant avec la mâchoire dorsale une figure triangulaire. Leur bord libre, convexe, porte une soixantaine de petites

dents en forme de fer de lance, tandis que leur extrémité proximale, implantée sur trois papilles ovalaires, sert d'insertion aux muscles, qui leur communiquent un mouvement oscillatoire et les relient à la paroi du pharynx. Pour plus de détails nous renvoyons au travail de CROOCKEWIT (50, 51), qui a fait une étude spéciale des mâchoires, ainsi qu'à l'ouvrage de LEUCKART (21).

Pharynx. — Le pharynx (pl. 5, fig. 1, *ph.*), que MOQUIN-TANDON (12) et avec lui plusieurs auteurs appellent œsophage, est l'organe de la succion et de la déglutition du sang ainsi que l'a montré CARLET (4). C'est un court canal long de 0^m,003, généralement ovoïde, mais dont la forme varie avec son état d'extension, comme on peut s'en rendre compte sur les coupes transversales; il se termine au niveau de l'estomac par une région rétrécie qui présente un sphincter, dont le rôle est de s'opposer au retour du sang après la déglutition.

Le pharynx est relié aux parois du corps par un appareil musculaire très puissant, formé de fibres radiaires qui impriment à ses parois un mouvement de va-et-vient, dont l'action est analogue à celle d'une pompe aspirante et refoulante; en se dilatant il aspire le sang et par sa contraction le rejette dans l'estomac. Entre les fibres musculaires, dont nous aurons à reparler dans l'histologie, se trouvent un grand nombre de glandes, qui ont reçu différents noms, et que nous décrirons à propos des organes annexes du tube digestif.

§ 2. — RÉGION MOYENNE.

Estomac. — Les auteurs, qui ont décrit l'appareil digestif de la Sangsue, désignent sous le nom d'estomac, *Chylusmagen* de LEUCKART, HOFFMANN, HENKING (21, 19, 8), *estomac digestif* de BOURNE (18), la région moyenne du tube digestif, qui s'étend de l'extrémité postérieure du pharynx jusqu'à l'intestin.

C'est la portion du tube digestif où le sang sucé s'accumule et qui fonctionne comme réservoir d'une grande quantité de sang, en préparant vraisemblablement sa digestion. E. PERRIER (15) considère cette région comme une sorte de jabot dont les parois ne sont pas glandulaires, tandis que la dernière poche stomacale et ses grands cæcums seuls, jouent un rôle dans la digestion, mais il n'en donne aucune preuve. LEYDIG (22) émet l'opinion contraire, que nos observations ont confirmée, et dont nous parlerons à propos de la structure du tube digestif.

L'estomac (pl. 5, fig. 1, *est*), qui possède une prédominance énorme sur les autres parties du tube digestif, est un canal cylindrique occupant plus des $\frac{2}{3}$ de la longueur du corps de la Sangsue et dans sa totalité, c'est-à-dire depuis le pharynx jusqu'à l'extrémité des grands cæcums postérieurs, mesure 0^m,10.

Il est caractérisé par la présence de 11 paires d'appendices terminés en cæcum et formant ses parties latérales (fig. 1, de *E* à *E'*). Ces appendices correspondent à la métamérisation du corps de l'animal et sont disposés sur une même ligne, symétriquement par rapport à un plan médian.

Ils augmentent de dimension d'avant en arrière; les deux premières paires sont rudimentaires tandis que ceux de la 11^{me} paire sont beaucoup plus développés que les autres, et, après un court trajet latéral, se dirigent postérieurement sur la ligne médio-ventrale, en longeant les deux côtés de l'intestin jusqu'au cloaque. Cette disposition si caractéristique de l'estomac d'*Hirudo* se retrouve chez la plupart des Hirudinées et même dans d'autres groupes de Vers; ainsi LANG¹ homologue les branches intestinales des Triclades aux grands cæcums d'*Hirudo*. Il est intéressant de noter que l'estomac tubuleux d'*Aulastomum* et de *Nephelis* ne présente une disposition lobée que pendant la vie embryonnaire.

¹ LANG, A., *Der Bau von Gunda segmentata*. Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel, t. III, Nr. 2, 3 pl. Leipzig, 1882.

Les appendices ¹ successifs sont séparés les uns des autres au niveau de chaque segment, par des étranglements de la cavité stomacale, formant des replis valvulaires, qui la divisent en autant de chambres, communiquant les unes avec les autres par un orifice de forme et de dimension variables. Les cæcums forment en réalité la terminaison des poches stomacales avec lesquelles ils communiquent par un orifice latéral, très large, situé entre deux cloisons consécutives, et qui leur donne l'apparence de véritables appendices de la cavité centrale (fig. 2, *ou*).

Vers le milieu de chaque poche, nous avons constaté l'existence d'un pli en forme de demi-lune (fig. 2, *p*), relié à la paroi du corps par une petite lamelle de soutien dirigée postérieurement.

D'après HENKING (8), la formation de ces 11 paires de diverticules latéraux, qui caractérisent la région moyenne du tube digestif, désignée par les auteurs sous le nom d'estomac, n'est pas due à une évagination de sa paroi, c'est-à-dire à une différenciation morphologique du tractus. Il admet qu'elles sont le résultat d'un rétrécissement mécanique de sa cavité au niveau des septa qui la divisent. Dans son travail, l'auteur cherche à démontrer que l'estomac n'est pas formé par la succession de véritables poches, ainsi que LEUCKART (21) l'avait déjà fait remarquer, auxquelles la dénomination d'*estomacs partiels* de MOQUINTANDON (12) n'est pas non plus applicable. Pour nous, les diverticules des poches stomacales, qui augmentent considérablement la surface digestive, fonctionnent comme réservoirs sanguins ² et ne doivent pas être considérés comme une différenciation morphologique du tractus, répondant à un besoin physio-

¹ Appelés *cæcums* par AUDOUIN (1).

² Grâce à son régime alimentaire particulier, l'estomac de la Sangsue s'est adapté par sa morphologie, à absorber à la fois la plus grande quantité de nourriture. En tenant compte de la lenteur avec laquelle elle digère, ces faits viennent expliquer comment une Sangsue gorgée de sang, peut résister à une inanition prolongée et vivre très longtemps privée de nourriture; la durée maximum observée est de 2¹/₂ ans.

logique particulier, comme c'est le cas pour les cæcums du tube digestif de l'Aphrodite.

Nous voyons d'après ce qui précède, qu'il y a lieu de distinguer dans la région moyenne du tube digestif, une partie médiane formée par un canal cylindrique, rectiligne et une partie latérale formée par les appendices au niveau desquels il s'interrompt.

Les deux parties de cette même région doivent présenter une structure identique de leurs parois, si vraiment elles ne sont pas dues à une différenciation morphologique du tractus, comparable à celle que présentent les animaux dont le tube digestif possède des circonvolutions; nous reviendrons sur cette question à propos de la structure du tube digestif.

Cette disposition de la région stomacale est très visible sur les coupes transversales pratiquées en série, mais il est bon d'employer, pour son étude morphologique, la méthode des injections, dont nous allons dire quelques mots.

On choisit une Sangsue à jeun, dont l'estomac soit tout à fait vide, et par une fine canule de verre introduite dans la bouche, on pousse doucement une injection de sublimé acétique à 10 % ou d'acide chromique à 0,5 %. Il faut que les tissus soient bien imprégnés du liquide injecté et pour cela éviter que l'animal ne se dégonfle après l'injection, en fermant légèrement avec les doigts l'orifice buccal. Après l'opération, on débite l'animal en tranches minces, que l'on durcit dans l'alcool; la cavité stomacale, rendue ainsi béante, permet de voir les particularités que nous avons mentionnées plus haut. Une autre méthode¹ que nous avons utilisée pour étudier la morphologie interne du tube digestif, nous a donné de bons résultats.

¹ Pour mettre en évidence les particularités que présente le tube digestif de la sangsue, plusieurs procédés ont été employés: VOGT et YUNG (28) recommandent de prendre une Sangsue gorgée de sang et de la plonger dans l'eau bouillante, le sang coagulé reproduit la forme du tube digestif. HENKING (8) a fait des injections d'acide chromique; d'autres procédés ont été employés par JOHNSON (9) et MOQUIN-TANDON (12).

Elle consiste à insuffler de l'air dans l'intestin ; nous nous sommes servi à cet effet d'un tube de métal effilé et muni d'un petit robinet afin que l'air ne puisse ressortir une fois l'animal gonflé. On dessèche ensuite la préparation à l'étuve, mais il est nécessaire de répéter les insufflations car l'air finit par diffuser à travers les parois stomacales. Une fois la dessiccation terminée, on pratique une coupe sagittale (pl. 5, fig. 2) passant par le milieu de l'estomac et de l'intestin ; de cette façon on peut se rendre compte des particularités caractéristiques que présente l'estomac. Cette méthode a été employée par KUNTZMANN (10), MORAND (13) et BRAUN (3).

Un autre procédé nous a permis d'obtenir des moulages très exacts du tube digestif, permettant de se rendre compte, dans tous ses détails, de sa morphologie.

Nous faisons des injections d'albumine dans le tube digestif ; nous coagulons ensuite la masse en plongeant rapidement l'animal dans de l'eau bouillante ; il est nécessaire que la durée de l'immersion soit de 60 secondes, ainsi la dissection est facilitée et l'on évite complètement l'adhérence du tissu bothryoïdal contre les parois stomacales. Ce procédé permet d'obtenir rapidement la figure exacte du tube digestif, qu'il est facile d'isoler des tissus environnants. On peut aussi se servir comme masse d'injection de gélatine carminée ; on fait fondre 5 gr. de gélatine au bain-marie avec un peu d'eau, puis on ajoute une solution ammoniacale de carmin (1 partie d'ammoniaque, 4 parties d'eau et du carmin à saturation). L'ammoniaque rend la solution plus transparente, mais il faut la neutraliser par l'acide acétique en évitant la précipitation du carmin. Dans la solution de gélatine carminée maintenue au bain-marie, on ajoute goutte à goutte et en remuant, de l'acide acétique cristallisable, jusqu'au moment où le mélange ne dégage plus d'odeur ammoniacale. La masse se prend assez facilement ; il faut avoir soin préalablement de chauffer légèrement la partie effilée de la canule d'injection.

Une fois l'animal gonflé, on laisse refroidir la préparation dans de l'eau, en ayant soin de fermer l'orifice buccal par un compresseur. Les différents procédés, que nécessite la préparation du tube digestif de la Sangsue, permettent de se rendre compte de l'élasticité fonctionnelle de ses parois.

On n'en a jusqu'ici pas suffisamment tenu compte, aussi les figures représentant le tube digestif d'*Hirudo*, que l'on trouve dans les traités de zoologie sont très différentes, par suite des diversités d'aspect qu'il présente suivant son état de vacuité. On peut se rendre compte de l'extensibilité énorme des parois stomacales par le fait qu'une Sangsue peut absorber un poids de sang égal à 6 ou 7 fois celui de son corps. Un individu gorgé de sang présentera un estomac dont les appendices chevaucheront les uns sur les autres en sorte que leur limite sera faiblement accusée; dans le cas, au contraire, où les poches ne sont pas dans l'état de plénitude leurs appendices sont écartés les uns des autres. Pour obtenir la forme véritable de l'estomac, il faut prendre une moyenne, que nous avons cherché à atteindre par notre méthode d'injection (voir pl. 5, fig. 1). On remarquera que chez la Sangsue, dont l'estomac est assez semblable à celui d'*Hæmopsis*, la première poche ne présente pas d'appendice: dans la seconde et la troisième ils sont rudimentaires. Les poches suivantes 4-11 présentent des appendices à concavité postérieure, sinueux et caractérisés par un rudiment de poche antérieure.

Les grandes poches de la 11^{me} paire présentent 4 sillons correspondant intérieurement à des rudiments de cloisons (Pl. 5, fig. 2, s'), qui sont de vrais dissépiments¹ correspondant à ceux de la région antérieure. Pour cette raison, HENKING ne considère pas les grandes poches stomacales comme des formations uniques et de même valeur que les autres poches, mais elles doivent leur grosseur à la fusion de toute une série de chambres. Elles

¹ Cette conception est appuyée par le fait qu'à la base de chacun des plis se trouve un ganglion de la chaîne nerveuse.

sont destinées à empêcher le sang non digéré de refluer dans l'intestin, et facilitent ainsi l'action du sphincter pylorique.

La partie médiane de la 11^{me} chambre gastrique donne naissance à un appendice infundibuliforme. *l'entonnoir* (Pl. 5, fig. 1 et 2, *en*) qui conduit dans l'intestin par une étroite ouverture dirigée en arrière et dorsalement. La dernière chambre gastrique communique d'une part avec l'entonnoir, et de l'autre avec les deux grosses poches terminales de l'estomac, par deux ouvertures ovales situées latéralement (fig. 2, *ou*). On a discuté sur la formation de l'entonnoir qui serait due à un grand pli formant les deux échancrures dirigées en avant et limitées par l'intestin d'une part, et de l'autre par les grandes poches stomacales. L'entonnoir aboutit à l'intestin par une portion rétrécie où se trouve un repli valvulaire, *le sphincter pylorique* (Pl. 5, fig. 2, *sph.*), qui sépare la région stomacale de l'intestin proprement dit, et qui empêche le contenu de l'estomac de refluer dans l'intestin. avant d'avoir été digéré.

Pour le démontrer, il suffit d'injecter dans l'estomac un liquide coloré ; on fait ensuite une ligature au-dessous du pharynx pour empêcher le liquide injecté de s'échapper. Dans ces conditions, les onze paires de poches stomacales se gonflent, tandis que le liquide ne peut pénétrer dans l'intestin à cause de l'action du sphincter. Une autre expérience consiste à insuffler de l'air dans tout le tube digestif, on s'en assure par le fait que l'estomac et l'intestin se gonflent ; en pratiquant une incision immédiatement au-dessous de l'entonnoir, l'intestin se dégonfle, tandis que les parois stomacales restent tendues.

Sous l'entonnoir prend naissance une membrane, la *lamelle médiane* (Pl. 5, fig. 2 et Pl. 6, fig. 7, *lm*), qui s'étend sur la ligne médio-ventrale de l'intestin auquel elle est reliée, et qui limite sur la ligne médiane les deux grosses poches terminales de l'estomac.

§ 3. RÉGION POSTÉRIEURE.

Intestin. — L'intestin (Pl. 5, fig. 1 et 2, *i*) est un canal grêle qui s'étend entre les dernières poches stomacales, du sphincter pylorique à l'anus sur une longueur de 0^m.035.

Son diamètre est environ le quart de celui de l'estomac dont il se distingue par la coloration brunâtre et l'épaisseur plus grande de ses parois, qui diminue beaucoup sa cavité.

Les auteurs qui l'ont décrit lui ont donné différents noms : *Intestin* MOQUIN-TANDON (12), *intestin grêle* HENKING (8), *rectum* BOURNE (18), région gastro-iléale PERRIER (15), *Enddarm* LEUCKART (21), *Mastdarm* KUNTZMANN (10).

Nous conserverons le nom d'*intestin* pour sa région antérieure et nous donnerons avec OTTO (14), le nom de *rectum* à sa partie postérieure renflée, appelée souvent cloaque et qui aboutit à l'anus.

Dans sa portion initiale, l'intestin présente deux renflements latéraux en forme de boutons (Pl. 5, fig. 1 et 2, *ci.*), entre lesquels pénètre dans l'intestin, la portion rétrécie de l'entonnoir gastrique. Ils ont été mentionnés pour la première fois par BRANDT et RATZEBOURG (49) mais la plupart des auteurs les ont passés sous silence ou en ont parlé très superficiellement. On les trouve cités dans les ouvrages de HENKING, KUNTZMANN et MOQUIN-TANDON, ce dernier cependant ne les représente pas dans la figure qu'il donne du tube digestif. RAKOWSKI (23) leur consacre une étude spéciale mais le dessin qu'il en donne est très schématique ; nous n'avons réussi à voir leur position et leur forme exactes qu'après injection par l'albumine, qui en outre permet de voir d'une façon très nette, à l'extérieur, la disposition spiralée des plis de la paroi intestinale. Par leur position, LEUCKART puis RAKOWSKI considèrent les deux renflements que présente la portion initiale de l'intestin, comme des cæcums atrophiés corres-

pondant aux cœcums intestinaux de plusieurs Hirudinées telle que la Clepsine. Leur rôle physiologique n'est pas encore bien établi; RAKOWSKI pense qu'ils contribuent, lorsqu'ils sont remplis de sang, à contracter le sphincter pylorique, qui les précède immédiatement, en sorte que le contenu de l'intestin ne peut refluer dans l'estomac; tandis que KUNTZMANN leur attribue un rôle actif dans la digestion du sang. Cet auteur se base sur le fait que le liquide contenu dans l'intestin (*Mastdarm*) et évacué par l'anus, a une composition toute différente que le sang contenu dans l'estomac; il trouve en outre dans la relation qui existe entre la petitesse de cet organe par rapport à la grosseur de l'estomac et à la quantité de nourriture qu'il peut renfermer, l'explication de la lenteur avec laquelle se fait la digestion. C'est aussi l'avis de E. PERRIER qui pense que la digestion a lieu dans la région gastro-iléale. Enfin d'autres auteurs, tels que BOURNE (18), FABINI et BENEDETTI (29) admettent que la digestion du sang a lieu dans les grandes poches stomacales de la 11^{me} paire où il est mêlé à un liquide clair et faiblement réfringent, sécrété par les cellules de l'épithélium stomacal.

Dans son trajet, l'intestin présente quelques sinuosités et va en se rétrécissant pour aboutir à une portion renflée, ovoïde, le rectum (fig. 1 et 2. *r*) qui prend naissance à l'extrémité des grandes poches stomacales. Postérieurement, le rectum présente une portion très effilée qui, dorsalement à la naissance de la ventouse postérieure, aboutit à l'orifice anal après avoir formé un épaississement sphinctériel. Sur tout son parcours l'intestin est relié aux grandes poches stomacales par une lamelle dont nous avons parlé à propos de l'estomac.

II. — Structure du tube digestif d'*Hirudo medicinalis*.

§ I. — HISTOLOGIE DU PHARYNX.

Le pharynx est, chez la Sangsue, la portion du tube digestif où se fait la succion et la déglutition du sang. La structure de ses parois est caractérisée par le développement énorme de sa musculature et par la présence de fibres musculaires que nous n'avons pas rencontrées dans les autres régions du tube digestif. Vers l'intérieur, sur son bord libre, la paroi pharyngienne présente une couche de fibres musculaires très délicates à direction longitudinale (Pl. 7, fig. 11, *fm'*) ; au-dessous, nous rencontrons des fibres parallèles aux précédentes, mais dont le diamètre est supérieur, comme on peut s'en rendre compte sur les coupes transversales (*fm*). Le pharynx est limité à l'extérieur par des fibres musculaires à direction circulaire qui s'enchevêtrent avec les fibres longitudinales de la couche profonde.

Nous avons enfin un système de muscles très développé qui caractérise le pharynx, ce sont des fibres à direction radiaire (fig. 11, *fmr*). Elles prennent naissance dans la paroi du corps au niveau de sa musculature longitudinale et se terminent sur le bord libre du pharynx.

Ce sont les fibres musculaires motrices du pharynx, qui impriment à ses parois un mouvement très actif pendant la succion et la déglutition du sang.

Nous n'avons jamais rencontré dans le pharynx de formation épithéliale, admise cependant par CROOCKEWIT (50), qui décrit dans cette portion du tube digestif un épithélium élevé. Nous pensons que l'absence de cellules épithéliales tapissant la face interne du pharynx, s'explique par le fait que cette dernière est appelée à jouer un rôle mécanique ; les seules formations de ce genre

sont représentées par les glandes péripharyngiennes qui sont de véritables glandes unicellulaires munie chacune d'un long canal excréteur qui aboutit à la base des mâchoires.

La face interne de la paroi pharyngienne est limitée par une cuticule qui est le prolongement de celle de la cavité buccale, dont elle procède par invagination ; sur aucune de nos coupes, nous n'avons constaté qu'elle livrât passage aux canaux excréteurs des glandes péripharyngiennes.

Ces dernières, que nous étudierons plus loin, recouvrent immédiatement la paroi du pharynx qu'elles entourent complètement, et sont disséminées entre les fibres musculaires qui la meuvent. (Pl. 7, fig. 11, α β γ δ). Dans le voisinage des glandes se montrent les canaux excréteurs réunis en faisceaux, qui, de même que les corps glandulaires, se comportent d'une façon très différente vis-à-vis des réactifs suivant leur état physiologique.

Chaque fibre musculaire, que l'on rencontre dans la paroi pharyngienne est limitée par une membrane qui se colore vivement dans l'éosine et l'hématoxyline, tandis que le protoplasma transparent et finement granuleux réagit faiblement.

Le cytoplasma ne se différencie dans aucune de ses parties en particules charnues, contractiles, qui existent à la périphérie des fibres musculaires de la paroi du corps (Pl. 7, fig. 14, 2 *zc.*) ; elles s'en distinguent en outre par le fait qu'elles ne sont jamais réunies en faisceau, mais ont chacune un parcours isolé.

Au point de vue histologique, elles sont semblables aux éléments contractiles qui forment la musculature de la paroi stomacale et intestinale.

Le diamètre transversal de ces fibres varie entre 10 et 13 μ , le noyau est ovale, allongé, long de 9 μ , facilement colorable dans l'hémalum et renfermant 1 ou 2 nucléoles.

Le bord libre du pharynx, limité par une cuticule, se colore vivement dans l'hématoxyline ; ceci provient du fait que les

fibrilles longitudinales sous-cuticulaires sont en connexion avec la terminaison des fibres radiaires, en sorte que leurs colorations respectives se superposent en donnant l'illusion d'une teinte très foncée.

§ II. — HISTOLOGIE DE LA PARTIE LATÉRALE DE LA PAROI STOMACALE

L'estomac possède une paroi blanchâtre très caractéristique, et qui apparaît, à première vue, en ouvrant une Sangsue par sa face dorsale. Elle est intimement retenue aux parois du corps par un parenchyme de nature conjonctive, tissu lâche où l'on trouve de nombreuses fibres musculaires ainsi que des vaisseaux sanguins. La paroi stomacale est recouverte d'un mince enduit brunâtre, formant une couche tomenteuse, que MARCHESINI (35) et plusieurs auteurs considèrent comme lui appartenant en propre ; c'est pourquoi nous la mentionnons ici, pour y revenir à propos des organes annexes du tube digestif.

Par l'absence d'un cœlome et par la présence d'un tissu particulier bothryoidal enveloppant les organes, les parois du tube digestif ne sont pas nettement délimitées, comme on peut s'en rendre compte sur les coupes transversales. De là proviennent les divergences de vue au sujet de la structure de la paroi stomacale.

VITET (27) distingue trois tuniques dans la paroi du tube digestif : l'extérieure celluleuse, l'intermédiaire musculaire et une tunique interne plissée. Nous n'avons pas rencontré de tunique celluleuse qui, probablement, a été confondue avec le tissu pigmentaire dont nous avons parlé et qui, par suite de ses connexions avec le tube digestif, a été appelée par quelques anatomistes *tunique villeuse* de l'estomac.

La paroi stomacale est formée de deux membranes hyalines et très minces dont l'épaisseur est de 51μ environ. La pre-

mière externe, est de nature conjonctive, la seconde interne, est formée d'un seul strate de cellules épithéliales. La membrane externe limite les poches stomacales sur toute leur étendue, elle est formée de tissu conjonctif très dense (Pl. 5, fig. 3, *fc*) et reliée intimement aux parois du corps par les éléments du tissu bothryoïdal. Elle constitue une couche conjonctive sous-épithéliale appelée par LEYDIG (22) *tunica propria*, et qui, par sa position et sa structure, correspond au stratum conjonctif (*chorion*) de la muqueuse gastrique des Vertébrés (fig. 5, *cc*) ; elle en diffère cependant essentiellement par l'absence constante de formations glandulaires épithéliales. Chez les Vers, et la plupart des Invertébrés, cette membrane conjonctive constitue la majeure partie de la paroi du tractus intestinal, et renferme, pour ce qui concerne la Sangsue, des éléments contractiles qui y sont disséminés, sans former de véritable couche, comme c'est le cas de la *muscularis mucosæ*.

Cette couche conjonctivo-musculaire présente l'aspect d'un feutrage formé de fibrilles conjonctives extrêmement délicates, qui s'entrecroisent dans tous les sens avec quelques fibres élastiques qui se colorent en rose dans les solutions carminées. Dans leur voisinage, nous avons souvent rencontré des cellules conjonctives, analogues aux cellules du tissu bothryoïdal que BOURNE (18) a décrites chez la Clepsine. Ce sont des cellules arrondies (Pl. 5, fig. 3, *cb*) à protoplasma finement granuleux, vacuolaire, présentant un noyau et de nombreux globules fortement réfringents.

Ces éléments ont reçu différents noms par les auteurs qui les ont décrits, mais n'entrent pas dans la constitution de la paroi stomacale et, pour cette raison, nous ne nous y arrêterons pas.

La face interne des poches stomacales présente de nombreux plis longitudinaux disposés suivant l'axe longitudinal du tube digestif, et dans la formation desquels, le tissu conjonctif sous-épithélial entre pour une grande part. Ils s'étendent sur toute la

longueur du tractus à partir du pharynx, et doivent être considérés comme des ébauches de villosités destinées à augmenter la surface digestive.

L'existence de fibres musculaires dans la paroi stomacale a été mise en doute par VOGT et YUNG (28) et KUNTZMANN. Des éléments analogues ont d'abord été signalés par THOMAS (26) et KNOLZ (20) ; puis étudiés par RAY-LANKESTER (24), HENKING (8), RAKOWSKI (23) et d'autres auteurs.

Les éléments contractiles, que l'on rencontre dans la paroi stomacale, sont des fibres musculaires lisses, dont le diamètre transversal varie entre 6 et 10 μ . Ce sont des cellules fusiformes avec un noyau, remplies d'un protoplasma transparent et présentant de très fines granulations (Pl. 5, fig. 3 et Pl. 6, fig. 5, *fm*). Les fibres se répartissent dans la membrane conjonctive sans aucune régularité, ce sont elles qui lui confèrent l'élasticité que la paroi stomacale possède à un si haut degré, et dont nous avons parlé dans la morphologie.

Immédiatement sous l'épithélium se trouvent des fibres musculaires à direction circulaire, et qui suivent très nettement les plis que forme l'épithélium avec le tissu conjonctif sous-jacent (fig. 3, *fmc*).

Elles s'entrecroisent sous différents angles avec de nombreuses fibres à direction longitudinale, dont le champ protoplasmique clair ne se distingue pas très nettement sur les coupes transversales. Leur cytoplasma se colore faiblement dans le carmin, mais il devient très distinct dans les préparations colorées à l'hématoxyline et surtout à l'éosine. Les éléments musculaires de la paroi stomacale ont un parcours isolé, c'est-à-dire ne se réunissent pas en faisceaux, comme c'est le cas des muscles de la paroi du corps (Pl. 7, fig. 14, *f'm'*) ; après s'être divisés en fibres secondaires, beaucoup plus fines, ils s'anastomosent et finalement forment un réseau qui se confond avec le tissu conjonctif. Ces fibres musculaires présentent des particularités histologiques intéressantes,

auxquelles LEUCKART (21) et RAKOWSKI (23) font allusion mais sans s'y arrêter. Leur structure est toute différente de celle que présentent les muscles lisses de la paroi du corps, dont les faisceaux abondent dans le tissu bothryoïdal.

Ces derniers, pris isolément, sont des cellules allongées, tubuleuses, dont le diamètre transversal dépasse rarement $6\ \mu$ (fig. 14). Leur protoplasma se différencie en une zone corticale occupant le pourtour de la fibre, et formée de fibres élastiques parallèles à l'axe de la cellule, et en une zone médullaire granuleuse au milieu de laquelle se trouve le noyau.

Le cytoplasma des fibres musculaires de la paroi stomacale ne se différencie jamais en une zone corticale fibrillaire, en sorte que leur section transversale présente un protoplasma uniforme, non différencié et transparent (Pl. 6, fig. 5, *fml*). RAKOWSKI décrit, dans la partie moyenne du tube digestif, des fibres musculaires dont la substance contractile, à l'origine homogène, s'est transformée dans sa totalité en fibrilles, qui, comme nous l'avons vu, occupent la zone corticale seule dans les fibres de la paroi du corps; nous n'avons jamais constaté leur existence dans la paroi stomacale, du reste l'auteur n'en donne qu'un dessin très schématique. Nous ne pensons pas que les très fines granulations, que présente le cytoplasma dans les coupes transversales des fibres musculaires, correspondent à des fibrilles très délicates; la substance contractile de ces éléments n'est transformée dans aucune de ses parties en particules charnues.

C'est à l'absence de zone corticale différenciée que les fibres de la paroi stomacale doivent leur transparence, qui donne à cette dernière sa coloration blanchâtre si caractéristique, à laquelle nous avons fait allusion dans la morphologie. Nous considérons ces éléments comme des cellules myo-épithéliales, qui ont conservé leur caractère originel, et dont le protoplasma n'est pas différencié en fibrilles contractiles, que l'on retrouve, par exemple, dans les muscles lisses des Mollusques.

On sait que cet état de chose primitif où la cellule épithéliale possède la propriété de contractilité se retrouve dans plusieurs groupes d'animaux, tels que l'Hydre d'eau douce, les Nématodes, ainsi que dans les glandes sudoripares des Mammifères, où les cellules musculaires sont d'origine épithéliales et en relation avec les cellules ectodermiques.

La structure de la paroi des poches gastriques que nous venons d'exposer, est identique à celle de la partie postérieure de l'estomac (sphincter pylorique, entonnoir) et de la portion antérieure de l'intestin (cæcums intestinaux).

Quant au sphincter pylorique, RAKOWSKI et HENKING en donnent une description assez détaillée. Il est formé d'une couche interne de fibres musculaires longitudinales, qui s'étendent sous l'épithélium et envoient de nombreuses ramifications dans les plis que forme ce dernier. On trouve, en outre, une couche externe de muscles circulaires et enfin une troisième couche de muscles à parcours oblique. RAKOWSKI distingue, dans le sphincter, des fibres musculaires analogues à celles que nous avons décrites dans la paroi du corps (Pl. 7, fig. 14), et des fibres dont le protoplasma est entièrement formé des fibrilles élastiques.

Nous n'avons jamais réussi à voir, dans la paroi même de l'estomac, des vaisseaux sanguins admis par RAY-LANKESTER (24) et MARCHESINI (35); ajoutons que les éléments musculaires de la paroi stomacale sont en relation, d'après DUVAL¹, avec de très fines fibres nerveuses qui viennent se terminer à leur contact.

§ III. HISTOLOGIE DE L'ÉPITHÉLIUM STOMACAL.

L'épithélium qui tapisse la surface interne de l'estomac forme la deuxième membrane constituante de sa paroi; il n'a donné

¹ DUVAL, *Précis d'histologie*. Paris, 1897.

lieu à aucun travail histologique, et les quelques données fournies à son égard sont contradictoires. Il tapisse toute la surface de l'estomac, y compris les grands cæcums postérieurs et l'entonnoir, et forme de nombreux plis longitudinaux, particulièrement développés dans les poches stomacales (Pl. 5, fig. 3); d'après HENKING, leur formation serait due à la contraction de la paroi stomacale chez les individus à jeun, ce qui viendrait confirmer ce que nous avons dit à propos de l'élasticité de la paroi gastrique.

L'épithélium tapissant les poches stomacales (partie latérale de l'estomac) est du type cylindrique¹, formé par un seul strate de cellules prismatiques, qui prennent une forme pyramidale au fond et au sommet des plis. Il présente un caractère constant dans le fait que ses cellules ne s'enfoncent jamais dans le tissu conjonctif sous-jacent, comme c'est le cas des cellules tapissant les culs-de-sac des tubes glandulaires, qui caractérisent généralement la muqueuse stomacale des vertébrés. Il en résulte que les plis de la couche épithéliale ne forment pas de véritables villosités et ne présentent pas des cryptes comparables à celles des glandes intestinales des animaux supérieurs.

L'épithélium repose sur une membrane basale de nature conjonctive et hyaline (Pl. 5, fig. 4); les variations que présentent ses éléments, quant à leur forme et à leur dimension, portent sur des points de détails, et sont dues à leur position et à la direction des coupes par rapport à l'axe de la cellule. Au sommet d'un pli (fig. 3, *sp.*) les cellules sont pyramidales et ont leur base tournée vers la cavité de l'estomac, tandis que l'inverse a lieu au fond des plis.

Elles mesurent en moyenne $25,5\mu$ de longueur sur $11,9\mu$ de largeur; leurs dimensions sont à peu près dans le rapport de

¹ Nous ne sommes pas d'accord avec VOGT et YUNG (28) qui décrivent des petites cellules en pavé, ainsi qu'avec RAY-LANKESTER (24) qui a trouvé dans l'épithélium tapissant les poches latérales des cellules en forme de demi-lune.

1 à 2. Chaque cellule est limitée à sa base et sur ses deux faces latérales par une membrane (fig. 4, *mc*), qui se colore vivement dans les réactifs. Elle fait défaut sur son bord libre, en sorte que, dans cette région, le cytoplasma lui-même limite la cellule du côté de la cavité digestive. Sous un faible grossissement son extrémité distale semble nettement délimitée par une membrane, mais avec un grossissement suffisant (LEITZ, Oc. 1, ZEISS, hom. imm. $1/12$) nous n'avons pas réussi à distinguer de formation cuticulaire; l'absence de membrane à l'extrémité libre de la cellule s'explique du reste par son fonctionnement même. Chaque cellule possède un noyau globuleux, petit par rapport au corps de la cellule dont il occupe la base; il mesure $5,1 \mu$ et présente un réseau de chromatine très apparent (fig. 4, *rc*) dont le centre est occupé par un nucléole. Comme réactif nucléaire nous recommandons particulièrement l'hématoxyline de DELAFIELD.

Le cytoplasma des éléments de l'épithélium stomacal présente des particularités remarquables qui nous autorisent à leur reconnaître une nature glandulaire. Dans l'étude de ces cellules il y a lieu de considérer leur état fonctionnel, car elles changent totalement d'aspect suivant qu'elles sont à l'état de repos ou au contraire en activité; la notion de variabilité des cellules glandulaires est très importante pour en élucider la structure¹. La nature glandulaire des cellules épithéliales de l'estomac a été déjà reconnue par LEYDIG (22); il décrit de gros globules dans les cellules épithéliales tapissant les longs cæcums accouplés d'*Hirudo*, mais ne les retrouve sur le reste de l'épithélium que dans quelques cellules isolées. RAY-LANKESTER donne de ces cellules une description qui ne concorde pas avec nos observations, cependant il les considère aussi comme des glandes, produisant pendant la digestion une sécrétion formée d'une sub-

¹ Le mécanisme de la sécrétion et ses différents stades nous ont appris qu'une même cellule peut revêtir des formes différentes, qui traduisent les phases successives de son travail fonctionnel.

stance transparente et homogène. De même, LEUCKART (21), décrit le long du bord libre des cellules épithéliales de l'estomac de nombreuses gouttes claires et faiblement réfringentes.

Par le fait, déjà cité, que l'épithélium stomacal ne s'invagine jamais dans le tissu conjonctif sous-jacent, plusieurs zoologistes n'admettent pas l'existence, chez les Invertébrés, de glandes intestinales proprement dites. Chez la Sangsue, les plis de l'épithélium ne forment pas de véritables cryptes, comparables à celles des glandes de la muqueuse intestinale des Vertébrés, caractérisées soit par le fait que l'épithélium s'infléchit dans le tissu conjonctif sous-jacent, soit par le fait que les cellules qui tapissent les culs-de-sac glandulaires diffèrent des cellules épithéliales superficielles.

La présence de cryptes tapissées de cellules glandulaires différentes des cellules superficielles, sert actuellement de critérium à la majorité des auteurs pour admettre l'existence de véritables glandes intestinales, qui, manquent chez quelques Poissons ainsi que chez la plupart des Invertébrés. Chez la Sangsue, nous avons constaté l'existence d'une tunica propria tapissée par une couche épithéliale, mais, dans aucun cas, la formation de glandes, naissant par refoulement en dedans de ces deux couches. Pour ces raisons, PERRIER n'admet pas l'existence de glandes, dans la paroi stomacale de la Sangsue, ce qui, nous le verrons n'exclut pas la possibilité d'un épithélium glandulaire, dont les éléments fonctionnent comme de véritables glandes unicellulaires.

Les cellules tapissant les culs-de-sac de la muqueuse gastrique des Vertébrés dérivent très vraisemblablement des cellules épithéliales superficielles, qui existent seules dans le cas d'un épithélium glandulaire comme celui qui se trouve dans l'estomac de la Sangsue; en outre, il est probable que les premiers stades du développement de la muqueuse intestinale des Vertébrés réalisent l'état de choses primitif, que présente, pendant toute leur vie, l'épithélium stomacal des animaux inférieurs.

L'épithélium qui tapisse l'estomac de la Sangsue n'est formé que d'un seul élément glandulaire (Pl. 5, fig. 4, *cge*); nous n'avons rencontré aucune autre sorte de cellules, comme c'est le cas, par exemple, de l'épithélium stomacal de la Clepsine, dans lequel HOFFMANN (19) décrit des cellules cylindriques entre lesquelles sont intercalées de nombreuses cellules caliciformes.

Si nous considérons une cellule glandulaire¹ de l'épithélium stomacal, nous constatons que son protoplasma n'est pas homogène, mais, sous un faible grossissement, paraît formé de grosses granulations. Nos observations nous ont permis de constater qu'il n'en est rien, et qu'en réalité le cytoplasma présente une structure² réticulée; le protoplasma dense, finement granuleux, se différencie en un réseau fibrillaire, visible surtout dans la partie supérieure de la cellule (fig. 4, *fp*). Ce réseau occupe la portion superficielle du cytoplasma; il est formé de mailles sphériques mais qui, sous un faible grossissement, prennent une forme hexagonale par suite de leur juxtaposition avec les mailles voisines. Le réticule est formé d'un protoplasma très dense, qui se colore dans les réactifs d'une façon beaucoup plus intense que le reste de la cellule. Ses mailles sphériques, caractérisées par une grande régularité, sont généralement petites à la base de la cellule, ou elles mesurent $2,5\mu$, tandis qu'à son extrémité libre elles ont une dimension de $3,4\mu$, par le fait que les globules de la sécrétion, complètement formés, ont atteint leur taille maximum et sont prêts à être expulsés.

L'aspect général que présentent les cellules glandulaires de l'épithélium stomacal varie suivant leur état fonctionnel; sur une coupe longitudinale et parallèle au grand axe de la cellule on distingue, à travers les mailles du réseau fibrillaire, la couche

¹ Nous donnons ici la description d'une cellule en activité.

² Elle présente une certaine analogie avec la structure des cellules glandulaires épithéliales superficielles que présente l'estomac de la Lote; voir à ce sujet : E. YUNG et O. FUHRMANN : *Histologie de la muqueuse intestinale de Lota vulgaris*. Arch. de Zool. exp. et gén., 3^e série, t. VIII. 1900.

fondamentale du cytoplasma, qui se colore vivement dans les réactifs (solutions carminées, éosine, hématoxyline); cette disposition n'est réalisée que dans les cellules inactives. Dans les cellules, au contraire, qui ont été fixées en activité, pendant la digestion, le produit plus ou moins abondant de la sécrétion, sous forme de gros globules, occupe les espaces alvéolaires du réseau fibrillaire dans la portion superficielle du cytoplasma, en sorte que l'aspect de la cellule est tout différent. Dans ce dernier cas, pendant la phase d'activité de la cellule, les mailles de la région périnucléaire (fig. 4, *pg.*) disparaissent complètement sous la sécrétion, qui se colore difficilement dans les réactifs, en sorte que cette portion de la cellule est tout à fait claire. Notons que ces éléments, de même que les cellules principales (adéломorphes) des glandes peptiques des Vertébrés, ne se colorent pas par le carmin ou par les anilines acides; c'est, d'après HOYER¹, une réaction caractéristique de la mucine. Nous pensons que les cellules de l'épithélium stomacal sécrètent une substance semblable, sinon identique à la mucine, leur contenu ne se colore ni par l'éosine, ni par l'hématoxyline, tandis que les parties constituantes de la cellule réagissent vivement, HEIDENHAIN donne cette dernière réaction comme caractéristique du mucinogène. Chez une Sangsue jeune, longue de 2 cm., et complètement à jeun. nous avons observé que, à côté de nombreuses cellules inactives², l'épithélium des grandes poches stomacales présente des éléments remplis d'une substance homogène et hyaline que l'hématoxyline de BÈHMER et de HEIDENHAIN ne colore pas, mais qui se colore par le brun de BISMARCK.

Il semble que chez la Sangsue, ainsi que chez d'autres animaux (Cyclostomes) privés d'un véritable estomac. au sens histologique

¹ HOYER, H., *Ueber den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethode*. Arch. f. mikr. Anat., t. XXXVI, 1890 et Zeit. f. wiss. Mikr., t. VIII, I, 1891.

² Elles se colorent vivement par l'hématoxyline de HEIDENHAIN.

du mot, le mucus épithélial doit posséder certaines propriétés digestives, mais nous ne savons encore rien sur la physiologie de la digestion par l'activité d'un tel épithélium.

L'extrémité libre de chaque cellule, où la sécrétion est peu à peu expulsée dans la cavité stomacale, se colore très vivement dans les réactifs et surtout par le carmin boracique. Le bord libre de la cellule ne présente aucune formation cuticulaire, ce qui s'explique par son fonctionnement même, analogue à celui des cellules caliciformes. Dans cette portion de la cellule l'absence du produit de la sécrétion, déversé dans l'estomac, permet de distinguer le protoplasma granuleux, à travers les mailles du réseau fibrillaire, comme dans le cas où la cellule est à l'état de repos; il se présente sous forme d'une zone colorée qui borde l'extrémité libre des cellules épithéliales et se distingue nettement de la portion périnucléaire incolore (Pl. 5, fig. 4, *pp.*)

Nous distinguons deux portions dans les cellules épithéliales glandulaires de l'estomac : une *portion glandulaire sécrétante* (fig. 4, *pg.*), qui entoure le noyau et occupe la partie inférieure de la cellule et une *portion protoplasmique excrétaire* (fig. 4, *pp.*), qui occupe le bord libre de la cellule et expulse peu à peu dans la cavité digestive le produit de la sécrétion. C'est dans la portion glandulaire, et entre les mailles du réseau protoplasmique superficiel que semblent se former les globules de la sécrétion; celle-ci s'accumule dans la presque totalité de la portion superficielle du cytoplasma, en sorte que pendant la période d'activité les mailles du réseau peuvent disparaître complètement et la sécrétion donne à cette portion de la cellule un aspect clair caractéristique.

La portion protoplasmique est beaucoup moins développée que la précédente, dont elle n'est pas nettement séparée; elle occupe environ le $\frac{1}{3}$ de la totalité du corps cellulaire et en limite le bord supérieur. Cette portion de la cellule excrète,

c'est-à-dire rejette dans la cavité stomacale le produit de la sécrétion, au fur et à mesure de sa formation. Après l'expulsion du produit de la sécrétion, que REY-LANKESTER (24) décrit sous forme de gouttes hyalines de consistance homogène, le protoplasma granuleux de cette portion de la cellule apparaît très distinctement à travers les mailles du réseau fibrillaire et se colore vivement dans les réactifs. La façon différente de se comporter vis-à-vis des colorants distingue nettement les deux portions de la cellule glandulaire.

La substance sécrétée par les cellules glandulaires de l'épithélium stomacal est tout à fait semblable à du mucus ; elle ne possède pas les caractères microchimiques des grains de la substance zymogène, que l'on trouve dans les cellules à ferment et qui les distinguent nettement des cellules muqueuses. Elle doit cependant posséder des propriétés digestives, qui, d'après MARCHESINI (35), la rendent capable de digérer la fibrine en milieu alcalin. Nous avons fait quelques expériences physiologiques en vue de connaître la nature et les propriétés de la sécrétion gastrique ; comme cette question touche au fonctionnement même des cellules glandulaires de l'épithélium, nous en dirons un mot dans un des paragraphes suivants.

Nous avons constaté que c'est la portion superficielle du protoplasma des cellules épithéliales qui s'est différenciée en un réseau, entre les mailles duquel s'accumule la sécrétion pendant la période d'activité.

Dans une cellule glandulaire en activité (fig. 4) nous avons distingué trois couches superposées, dont l'absolue netteté de l'image de chacune d'elles exige une mise au point spéciale.

Il y a lieu de distinguer :

1° Une couche superficielle représentée par le réseau fibrillaire (fig. 4, *f p*) formé de protoplasma très dense et qui se colore dans l'hématoxyline et l'éosine.

2° Une couche formée par le produit de la sécrétion composé de gros globules qui occupent les mailles du réseau et formée d'une substance homogène, incolore, que nous avons caractérisée précédemment et qui ne présente pas les réactions chromatiques du protoplasma.

3° Le cytoplasma finement granuleux qui se colore vivement dans les colorants plasmatiques ; il est visible dans la portion protoplasmique de la cellule et apparaît distinctement à travers les mailles, qui ont expulsé dans l'estomac le produit de la sécrétion.

Le réseau fibrillaire cytoplasmatique, sur la formation duquel on a beaucoup discuté, a donné lieu à de nombreuses recherches¹; son existence a été constatée dans les cellules caliciformes et muqueuses des Vertébrés, ainsi que dans les cellules de l'épithélium intestinal de plusieurs groupes d'Invertébrés.

Il existe néanmoins des différences entre la constitution du réseau cytoplasmatique que nous venons de décrire dans l'épithélium stomacal et celle du réseau que LAVDOWSKY a découvert dans les cellules muqueuses des glandes. Selon cet auteur, la formation des mailles que présente la cavité des cellules muqueuses serait due à la sécrétion endoplasmatique elle-même, qui, au fur et à mesure de sa formation, aurait refoulé le protoplasma sous forme de fines travées circonscrivant les mailles. La formation dans le cytoplasma glandulaire de globules de la sécrétion est d'abord localisée dans de certaines régions puis, en grossissant, les globules finissent par réduire le protoplasma en un réseau occupant la cavité du corps cellulaire ; une semblable explication a été donnée à propos du réseau protoplasmique que présentent les cellules des glandes salivaires des Turbellariés.

¹ SCHULZE, F.-E., *Epithel und Drüsenzellen*. Arch. f. Mikr. Anat., Bd. III, 1867.

Nous ne partageons pas cette manière de voir en ce qui concerne les cellules glandulaires de l'estomac. Ici l'existence du réseau que présente la portion superficielle du cytoplasma, n'est pas due à l'élaboration de la sécrétion, mais elle est indépendante de l'état fonctionnel de la cellule. Sur toutes les coupes observées à cet égard nous avons pu constater l'existence des mailles sur le bord libre de la cellule après l'expulsion du produit de la sécrétion. L'existence du réseau ne coïncide donc pas avec la présence du produit de la sécrétion, comme on peut également s'en rendre compte sur des cellules à l'état de repos¹ où les globules disparaissent presque en totalité.

En outre dans les cellules muqueuses on ne retrouve pas la régularité des mailles, que présentent les cellules de l'épithélium stomacal.

Grâce à l'application des grossissements des plus fortes lentilles connues, dont la combinaison donne un pouvoir optique qui va jusqu'à 4000 diamètres, les récentes recherches sur la structure du protoplasma ont permis à un grand nombre d'observateurs d'établir la nature et la constitution du cytoplasma.

Parmi ces derniers, BÜTSCHLI² a surtout contribué à montrer que le plasma en général présente une structure alvéolaire, analogue à celle d'une Éponge, ce qui lui a valu le nom de spongioplasma. Ces notions générales ont une importance pour le sujet qui nous occupe en ce qu'elles confirment notre manière de voir, et la structure alvéolaire de BÜTSCHLI se retrouve ici dans le cytoplasma des cellules glandulaires de l'épithélium stomacal. Avec cet auteur, nous distinguons dans le cytoplasma une structure alvéolaire superficielle et une couche granuleuse profonde.

¹ Il faut prendre dans ce cas des individus tout jeunes (longs de 2 cm.) ou des individus soumis à un jeûne prolongé.

² BÜTSCHLI, O., *Ueber die Struktur des Protoplasmas*. Verhandl. des naturhist. med. Vereins in Heidelberg, 1889-1890, et Verhandl. d. deut. Zool. Ges. zu Leipzig, 1891. Voir en outre la bibliographie qui termine l'ouvrage de Yves DELAGE, *La structure du protoplasma*, etc., Paris, 1895.

Nous avons déjà mentionné plus haut le fait que chaque cellule épithéliale est dépourvue de membrane à son extrémité libre, ou de toute autre formation cuticulaire; cependant MARCHESINI (35) décrit dans l'estomac des villosités revêtues, ainsi que tout l'intestin, d'un seul strate de cellules épithéliales cylindriques et ciliées.

Nous n'avons jamais rencontré d'éléments ciliés dans l'épithélium stomacal et nos observations à cet égard coïncident avec celles de RAY-LANKESTER et de SCHNEIDER (25); de même LEYDIG (22) n'en mentionne pas.

Cependant des éléments vibratiles ont été décrits dans le tube digestif de plusieurs Hirudinées: LEYDIG en signale dans l'intestin de *Nepheleis*, HOFFMANN (19) dans celui de la Clepsine et BOURNE (18) en décrit chez *Aulastomum*. Chez *Hirudo* les mouvements ondulatoires, péristaltiques¹ de son corps suppléent à l'absence de cils vibratiles à l'intérieur de son tube digestif, et permettent ainsi le passage des aliments. Nous avons observé que le passage de poudres inertes, injectées par la bouche, dure en moyenne 30 à 40 jours avant d'être expulsées par l'anus.

Si nous comparons les cellules que nous venons de décrire avec celles que présente l'épithélium stomacal des Turbellariés, où on les a surtout étudiées, nous trouverons de grandes analogies. Nos observations sur leur structure concordent avec celles que M. le Dr O. FUHRMANN² a faites chez les Planaires.

Ces éléments de l'épithélium glandulaire caractérisés par une portion protoplasmique supérieure, qui expulse dans la cavité stomacale le produit de la sécrétion, rappellent en outre les cellules glandulaires épithéliales superficielles décrites chez la Lote³.

¹ Il est facile de les observer après injection de diverses substances dans le tube digestif.

² FUHRMANN, O., *Die Turbellarien der Umgebung von Basel*. Rev. Zool. suisse, t. II, n° 2, 2 pl., 1894.

³ YUNG et FUHRMANN, loc. cit., p. 185.

Chez d'autres Vers, tels que la Clepsine et la plupart des Polyclades, l'épithélium stomacal présente plusieurs sortes de cellules; entre les cellules glandulaires de l'épithélium superficiel sont intercalées des cellules ciliées ou des cellules caliciformes. LANG¹ décrit dans l'épithélium intestinal des Turbellariés des cellules cylindriques, qui ont beaucoup d'analogie avec les cellules glandulaires de l'épithélium stomacal d'*Hirudo*. Ce sont de grosses cellules renfermant des globules homogènes, incolores, et qui existent en si grande quantité que le cytoplasma finement granuleux en est très réduit. L'auteur distingue dans la cellule glandulaire deux portions inégalement développées, ainsi qu'un réseau protoplasmique fibrillaire, dont les mailles, limitant le bord libre de la cellule, sont ouvertes pour laisser échapper le produit de la sécrétion. Il existe une deuxième sorte de cellule dans l'épithélium intestinal; ce sont des éléments glandulaires en forme de massue. Comme chez *Hirudo*, les cellules de l'épithélium ne sont pas ciliées; il existe cependant des exceptions, et les différences que présente le revêtement épithélial dans les différents groupes de Vers dépendent vraisemblablement du régime alimentaire de ces derniers.

On a décrit dans l'épithélium intestinal d'un Polyclade, *Leptoplana tremellaris*², des cellules ciliées entre lesquelles sont intercalées de nombreuses cellules glandulaires.

A côté des ressemblances que nous avons constatées, l'épithélium intestinal des Planaires peut s'éloigner du type que nous avons rencontré chez *Hirudo*. En effet, plusieurs représentants de ce groupe de Vers présentent une particularité de leur épithélium intestinal, qui est très intéressante parce qu'elle représente un état de choses primitif qui se retrouve dans le

¹ LANG, A., *Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel*. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 1884.

² Voir à ce sujet: BÖHMIG, *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, t. LI, 1895. VEJDovsky, F., *ibid.*, t. LX, 1895.

caractère originel de la fonction digestive. Nous voulons parler de la présence dans l'épithélium intestinal de cellules douées de mouvements amiboïdes. Desemblables cellules ont été constatées dans l'épithélium intestinal d'un Triclade du genre *Dendrocoelum* ainsi que dans celui de *Derostoma*.

La forme de ces cellules¹ est très variable, généralement elles sont cylindriques, allongées et leur partie distale est souvent renflée et arrondie, ce qui leur donne un aspect piriforme. Elles sont essentiellement caractérisées par la propriété de pousser des prolongements pseudopodiques semblables à ceux d'une Amibe, et, comme cette dernière, capables d'absorber des particules alimentaires par phagocytose.

Ce processus de digestion intra-cellulaire est très important au point de vue de la biologie générale; il représente l'état primitif et ancestral de la fonction digestive tel qu'il existe chez les Protozoaires. On connaît des diastases intra-cellulaires, qui, chez les Amibes, d'après les recherches récentes de M. H. MOUTON², jouent le rôle de ferments digestifs.

Chez un grand nombre de Métazoaires, comme les Planaires, la fonction digestive a conservé son caractère originel, en sorte que, chez ces animaux, elle ne nécessite aucune formation glandulaire, puisque c'est la cellule elle-même qui digère. C'est l'indépendance fonctionnelle des cellules de l'organisme d'un Métazoaire, dont les cellules épithéliales amébiformes sont un exemple, que la physiologie générale étudie actuellement.

Nous n'avons jamais rencontré de cellules amébiformes dans l'épithélium stomacal d'*Hirudo*. Les cellules épithéliales sont

¹ On trouvera des renseignements à ce sujet dans les ouvrages suivants :

ISAO JIJIMA, Zeitsch. f. wiss. Zool., t. XL, 1884.

C. CHICHKOFF, Arch. de Biologie, t. XII, 1892.

P. HALLEZ, Arch. de Zool. expér. et génér., t. II, 1874. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés*. Lille, 1879.

² MOUTON, H., *Recherches sur la digestion chez les Amibes et sur leur diastase intra-cellulaire*. Thèse de la Faculté des Sciences de Paris, in-8°, Sceaux, 1902.

glandulaires et nous ne pensons pas qu'elles soient capables d'englober des particules alimentaires pour être digérées. Outre l'histologie, la méthode que nous avons employée pour élucider cette question consiste à injecter dans la cavité même de l'estomac des poudres inertes comme le carmin ou le noir de Chine, afin de pouvoir observer, s'il y a lieu, leur migration¹ en dehors de la paroi stomacale.

Expérience I. — Le 9 avril nous avons injecté dans le tube digestif d'une Sangsue de la poudre de carmin finement pulvérisée, et en suspension dans l'eau; l'intestin a été fixé 5 jours après et débité en coupes. Le 8 juin, même opération; 23 jours après l'injection nous avons constaté l'élimination d'une certaine quantité de carmin, qui s'est répétée 17 jours après.

Expérience II. — Le 17 octobre nous avons injecté dans le tube digestif d'une Sangsue 1 c.c. d'alizarine sulfoconjuguée en solution aqueuse à 1 ‰; le 29 octobre nous avons constaté l'élimination d'une grande quantité de granulations rouges; notons que le réactif que nous avons employé, ne vire ni en orange, ni en violet, ce qui semble indiquer que le contenu de l'intestin présente une réaction neutre.

Expérience III. — Le 17 mai nous avons injecté dans l'estomac 1 c.c. d'une solution aqueuse de tournesol; au point de vue de sa réaction sur le contenu stomacal, nous sommes arrivés au même résultat qu'avec le réactif précédent. Les injections, dans le tube digestif, de diverses substances nous ont permis de constater que les cellules de l'épithélium stomacal d'*Hirudo* ne correspondent pas physiologiquement aux cellules épithéliales décrites dans le tube digestif des Planaires. Elles ne possèdent pas comme ces dernières, la propriété phagocytaire, d'incorporer des particules nutritives. L'examen de très nombreuses coupes, traitées de la même façon et pratiquées sur des

¹ Après avoir nourri des *Néphelis* avec de la poudre de carmin, GRAF (61) observa des grains de carmin en dehors du tube digestif, dans les excrétophores.

individus préalablement injectés de poudres colorées, ne nous a jamais montré ces dernières en dehors de la paroi du tube digestif ou même dans les cellules épithéliales, qui n'ont pas la propriété d'absorber les substances injectées. Les expériences dont il vient d'être question, nous autorisent donc à ne pas admettre une migration de substances alimentaires contenues dans le tractus intestinal, et nous conduit à considérer l'épithélium stomacal comme dépourvu de cellules amœboïdes. Notons, en outre, que la structure des cellules de l'épithélium stomacal de la sangsue présente une grande analogie avec celles des cellules acides du cœlome de la Clepsine, décrites par KOWALEWSKY et (66, 67) avec celles des éléments que FRENZEL¹ a décrits dans le foie des Crustacés.

L'étude histologique de l'épithélium stomacal d'*Hirudo* nous conduit donc à admettre qu'il s'est différencié dans le sens glandulaire, mais d'une façon très peu avancée et que la répartition de ses éléments est uniforme. D'après les recherches de M. le professeur Emile YUNG² ces mêmes éléments glandulaires se rencontrent exclusivement tout le long du tractus intestinal des Cyprinoïdes, qui, au sens histologique, sont dépourvus d'un estomac véritable. L'état de simplicité, qui, pendant toute sa vie, caractérise l'épithélium intestinal de la Sangsue, est tout à fait comparable à celui qui existe, dans les premières phases de leur développement, chez les animaux dont les différenciations épithéliales sont destinées à devenir fort complexes à l'état adulte. Nous constatons le fait, sans pouvoir, dans l'état actuel de nos connaissances, expliquer le processus de la différenciation, qui préside à la production des formations glandulaires supé-

¹ FRENZEL, *Ueber die Mitteldarmdrüse der Crustaceen*. Mitth. aus d. zool. Station zu Neapel, t. V, 1885.

² YUNG, E., *La digestion gastrique chez les Poissons*. Rev. scient., 4^e sér., t. XI, janvier 1899.

Id., *Recherches sur la digestion des Poissons*. Arch. de Zool. expér. et génér., t. VII, 3^e série, 1899.

rieures de l'épithélium, telles que les glandes de la muqueuse gastrique des Vertébrés.

Le plan général de structure, que présente chez *Hirudo* l'épithélium stomacal, s'éloigne à la fois de celui présenté par les Cyprinoïdes, par le fait de l'absence de cryptes, et de celui des autres Vertébrés à glandes gastriques, par l'absence de cellules, tapissant les culs-de-sac glandulaires, différentes des cellules épithéliales superficielles.

L'épithélium stomacal d'*Hirudo* se rapproche cependant de celui des premiers par la nature de ses éléments et leur répartition uniforme le long du tractus.

§ IV. — HISTOLOGIE DE LA PARTIE MÉDIANE DE LA PAROI STOMACALE.

D'après HENKING (8), les divers septa, qui divisent la région moyenne du tube digestif en un certain nombre de chambres, sont des replis ou invaginations de la paroi même du tube digestif.

Nous avons constaté que la structure des poches latérales de l'estomac est la même que celle de sa portion médiane, dont les parois sont tapissées intérieurement par un épithélium cylindrique. Les cellules épithéliales (Pl. 6, fig. 6, *eg*) sont identiques à celles que nous avons rencontrées dans les poches stomacales; elles mesurent $27,2\mu$ de longueur sur $10,2\mu$ de largeur, et sécrètent une substance ressemblant à du mucus, qui ne se colore pas par le carmin (réaction analogue à celle des cellules adénomorphes des glandes peptiques des vertébrés).

Dans la partie médiane de la paroi stomacale nous avons des fibres musculaires sous-épithéliales à direction circulaire et des fibres musculaires longitudinales (fig. 6, *fml*). L'histologie de la paroi des deux parties de l'estomac nous montre que les caecums

gastriques ne sont pas le résultat d'une différenciation morphologique du tractus, mais bien l'effet d'un rétrécissement de sa cavité, au niveau des septa qui la divisent.

§ V. — OBSERVATIONS PHYSIOLOGIQUES.

La sécrétion des cellules glandulaires de l'épithélium stomacal a l'aspect d'une masse hyaline, de consistance homogène et doit posséder des propriétés digestives, qui, d'après les expériences de MARCHESINI (35), la rendent capable de digérer la fibrine en milieu alcalin. Nous ne possédons aucun renseignement précis sur la physiologie de la digestion chez la sangsue et particulièrement sur le fonctionnement des cellules de l'épithélium gastrique. Leur nature glandulaire nous autorise à supposer qu'elles sécrètent un liquide doué de propriétés digestives; l'étude des glandes péripharyngiennes nous a conduit à admettre qu'il existe dans le produit de leur sécrétion un principe digestif.

Nous avons fait quelques expériences physiologiques dans le but de connaître la nature et les propriétés de la sécrétion gastrique; nos recherches sur les modifications chimiques subies par les substances albuminoïdes dans l'estomac de la Sangsue ne sont pas suffisamment avancées pour que nous puissions en donner les résultats complets. Les expériences de KRÜKENBERG (32), FRÉDÉRICQ (30) et DARBOUX (59) sur d'autres Annélides, nous ont appris que leur suc gastrique contient un ferment protéolytique agissant en milieu neutre ou faiblement alcalin. La méthode que nous avons employée diffère de celle de nos prédécesseurs, et, sur bien des points, nous paraît plus exacte. Elle consiste à faire des injections, dans l'estomac, des substances que l'on veut soumettre à la digestion, et, au bout d'un temps variable, à analyser le contenu stomacal que l'on obtient dans sa totalité en retournant la Sangsue comme un doigt de gant.

Ce procédé permet de suivre la digestion *in vivo*, c'est-à-dire dans les conditions normales; du reste la préparation d'un extrait agissant *in vitro* est rendue difficile chez la Sangsue par le fait qu'on ne peut pas isoler le tube digestif des parois du corps, auxquelles il est intimement retenu. Il est indispensable d'opérer sur un matériel suffisant afin d'éviter les chances d'erreur dues à la faible quantité de substance à analyser.

Tous les investigateurs qui ont porté leur attention sur les fonctions du tube digestif de la Sangsue sont unanimes à reconnaître que la digestion est excessivement lente; ce fait, que nous avons eu l'occasion de constater un grand nombre de fois, est dû à deux causes principales: 1° à la faible différenciation des éléments glandulaires; 2° à la quantité considérable de nourriture que l'animal peut absorber en une fois, et qui explique comment une Sangsue peut vivre très longtemps privée de nourriture. Le sang sucé arrive liquide dans l'estomac, où il subit, au bout d'un temps plus ou moins long, des modifications à la fois histologiques¹ et chimiques; nous relatons comme suit les faits que nous avons observés, sans y insister pour le moment, nous réservant d'y revenir dans un prochain travail.

Le sang absorbé par la Sangsue peut rester un mois dans son estomac sans présenter d'altération; au bout d'un temps plus long il se modifie, devient épais, visqueux et finit par se coaguler, comme l'a fait remarquer MARCHESINI, ce qui prouve que le fibrinogène n'est pas détruit par le suc gastrique.

Nous avons observé que la coagulation du sang dans l'estomac coïncide avec son hémolyse², ce qui viendrait confirmer le fait mis en avant par plusieurs auteurs³, que la destruction

¹ Les leucocytes disparaissent rapidement, tandis que les hématies diminuent de grosseur et finissent par se dissoudre.

² Dans l'hémolyse les globules se dissolvent et cèdent leur hémoglobine par variation de la tonicité du sérum sanguin, due ici probablement à l'action du suc gastrique.

³ Voir DIEKINSON (60) et PEKELHARING. Centralbl. f. Physiologie, IX.

des éléments figurés du sang par la dilution met en liberté le zymogène qui se transforme en fibrin-ferment. Néanmoins, c'est toujours au bout de plus de 30 jours que le sang se coagule dans l'estomac, où il arrive complètement liquide.

Il est maintenant bien établi, depuis les travaux de BERTELLI (41, 42, 43) que le sang qui traverse le pharynx est imprégné de la sécrétion des glandes péripharyngiennes, et que c'est elle qui empêche sa coagulation. La sécrétion des glandes en question, qui jouit en outre de propriétés antiseptiques, agit probablement par inhibition du fibrin-ferment.

Le sang qui a séjourné dans l'estomac pendant plusieurs mois, perd sa coloration, il devient foncé et plus spécialement dans les grands cæcums postérieurs. Dans l'intestin il subit de profondes modifications, qui poussent KUNTZMANN (10) à envisager cette portion du tube digestif et surtout sa partie antérieure comme la plus active dans la digestion. Nous avons toujours rencontré dans l'intestin un liquide noirâtre, couleur de sépia, qui paraît bien être le résultat d'une action chimique, subie par le sang, dans cette portion du tractus. Il est à remarquer que l'action du suc gastrique des Vertébrés donne au sang cette même coloration noire, qui est toujours posthématolytique et probablement due à une transformation de l'hémoglobine, qui cristallise en assez grande quantité, comme l'ont fait remarquer STIRLING et BRITO (37).

En outre chez les Hématozoaires, qui se nourrissent du cytoplasma globulaire, on a observé que sous leur action digestive le globule sanguin se décolore. Après avoir digéré, on trouve dans le corps de ces animaux des granulations noires. Il y a tout lieu de croire que la digestion du sang entraîne une dégénérescence pigmentaire de l'hémoglobine, analogue à celle que l'on trouve dans l'intestin de la Sangsue. On ne connaît du reste pas encore bien les transformations chimiques que subit l'hémoglo-

bine sous l'action des sucs digestifs, dont la propriété hémolytique est cependant connue.

Pour déterminer les réactions du tube digestif nous avons suivi les méthodes suivantes :

1° Injection *in vivo* dans le tube digestif d'une solution de tournesol bleu; au bout de plusieurs heures et après dissection de l'animal, nous avons constaté que la réaction était alcaline tout le long du tractus (il faut avoir soin de fermer l'orifice buccal par une ligature, afin que l'estomac ne se dégonfle pas, ce qui facilite beaucoup les opérations).

2° Injection d'albumine colorée par une solution aqueuse de tournesol bleu; au bout de 24 heures, en coagulant l'albumine, nous obtenons une masse rose qui virait au bleu sous l'action d'un alcali.

3° Le 17 octobre nous avons injecté dans le tube digestif 1 c. c. d'alizarine sulfoconjuguée en solution aqueuse à 1 $\frac{0}{00}$; le 29 nous avons obtenu l'élimination d'une petite quantité du réactif, dont la coloration n'avait pas changé. Même résultat en prolongeant l'expérience pendant 27 jours.

4° Nous avons nourri artificiellement nos Sangsues avec de l'albumine crue, colorée en bleu par une solution de tournesol. Le 12 décembre nous avons injecté 1 c. c. d'albumine crue dans l'estomac; l'albumine présente une réaction fortement alcaline. Le 19 mars nous avons obtenu la totalité du contenu stomacal, sous forme d'une masse visqueuse à réaction neutre.

5° Le 12 décembre injection *in vivo* d'albumine crue, colorée en bleu par du tournesol; l'animal est placé dans un aquarium à la température de 16° C. Le 27, soit quinze jours après l'injection, le contenu stomacal additionné d'eau distillée présente les caractères suivants: la coloration bleue de l'albumine a complètement viré au rose. En plongeant le papier de tournesol bleu dans le liquide stomacal il vire au rose pour reprendre sa coloration primitive dans une solution alcaline.

6° Le 12 décembre injection dans l'estomac d'albumine; le 15 janvier le contenu stomacal est acide.

La réaction de l'estomac n'est pas la même au repos ou en activité; pendant la digestion, dont la durée est variable, le contenu stomacal devient acide. KOWALEWSKY (68) observa de même que le tournesol bleu, injecté dans le tube digestif de la Clepsine, vire au rose dans l'estomac, mais seulement au bout d'un certain temps; il pense que la substance acide est sécrétée par l'épithélium stomacal.

Quant à la digestion stomacale, une première série d'expériences nous a montré que les substances albuminoïdes mises un certain temps au contact du suc contenu dans l'estomac y subissent des modifications chimiques dans le sens d'une digestion.

Expérience I¹. — Le 21 avril injection dans l'estomac de 1 c. c. d'albumine crue (l'animal est placé dans un aquarium à une température de 15° C.); le 25, par retournement de l'animal, nous avons obtenu la totalité du contenu stomacal, qui, à la température d'ébullition, se coagule complètement.

Expérience II. — Le 11 juin injection dans l'estomac de 2 c. c. d'albumine crue; le 20 nous avons obtenu par la même méthode que précédemment la totalité du contenu stomacal sous forme d'une masse blanchâtre et visqueuse, que nous avons répartie dans de petits tubes à essai portés à la température de 100° C. Il y a coagulation partielle dans chacun des tubes.

Expérience III. — Le 26 avril nouvelle injection de 2 cc. d'albumine crue; le contenu stomacal a été examiné le 10 juin, il présente l'aspect d'un liquide très légèrement visqueux. Porté à la température de 100° C. il n'a donné lieu à aucune coagulation.

Expérience IV. — Même méthode que précédemment; le contenu stomacal est extrait au bout de 4 jours, et coagule à la température d'ébullition. La réaction du tube digestif est alcaline.

¹ Il est nécessaire d'opérer sur des individus qui ont jeûné pendant un certain temps, afin que leur estomac soit à peu près vide.

Expérience V. — Le contenu stomacal d'une dizaine de Sangsues est extrait au bout de 8 jours ; il a l'aspect d'une masse visqueuse, jaunâtre, qui donne une réaction nettement acide et coagule partiellement à la température d'ébullition.

Expérience VI. — Le contenu stomacal de plusieurs Sangsues est extrait au bout de 15 jours et ne présente plus de coagulation à 100° C. Après filtration, le liquide complètement clair n'a donné lieu à aucune précipitation de syntonine, mais à un gros précipité par le sulfate d'ammoniaque à saturation.

Dans l'état actuel de nos recherches, nous le répétons, toute conclusion serait prématurée, néanmoins, les expériences ci-dessus montrent que l'albumine crue en contact normal avec le suc gastrique subit des modifications chimiques au bout d'un temps déterminé (20 à 30 jours) qui aboutissent très vraisemblablement à la formation d'albumose.

§ VI. — HISTOLOGIE DE L'INTESTIN.

Nous avons indiqué plus haut les caractères morphologiques qui distinguent l'intestin de l'estomac ; en outre la coloration brunâtre et l'épaisseur plus grande des parois intestinales permettent de reconnaître immédiatement cette portion du tube digestif. Au point de vue histologique, l'intestin ne présente pas de différences essentielles avec l'estomac, en sorte que nous n'en donnerons pas une description détaillée.

Les parois intestinales sont formées de deux membranes : l'une extérieure, de nature conjonctive, l'autre intérieure, épithéliale, formée d'un seul strate de cellules prismatiques (Pl. 6, fig. 7, *tc*, *epi*) ; cette dernière présente de nombreux plis, qui entraînent avec eux une portion du tissu conjonctif sous-épithélial. Ces plis, que l'on aperçoit très bien à la surface de l'intestin, surtout après l'avoir injecté (voir la méthode que nous avons indiquée p. 170), ont une disposition spiralée qui les distingue

des plis de l'épithélium stomacal. PERRIER (15) pense que les plis de la paroi intestinale forment une valvule hélicoïde, qu'il compare au typhlosolis des Lombriciens terrestres, et qui renferme, comme nous avons pu nous en rendre compte, un riche réseau vasculaire. Nous pensons que les plis si développés sont destinés à augmenter la surface d'absorption.

Les cellules de l'épithélium intestinal sont cylindriques (Pl. 6 fig. 8 et 9) et paraissent beaucoup plus élevées que les cellules de l'épithélium stomacal, car leur diamètre transversal est beaucoup plus petit.

Elles mesurent $23,8\mu$ de longueur sur $5,1\mu$ de largeur et renferment sur la plus grande partie de leur longueur de gros globules homogènes, transparents et incolores qui, dans l'éosine, prennent une teinte rose (fig. 9).

Nous pouvons distinguer, dans les cellules de l'épithélium intestinal, deux zones assez nettement délimitées et de nature différente.

L'une très développée, inférieure, occupe la base de la cellule et se colore faiblement dans les réactifs ; l'autre occupe l'extrémité de la partie distale de la cellule qui regarde le lumen de l'intestin. Cette dernière zone est tout entière formée par le cytoplasma granuleux de la cellule avec son réseau protoplasmique fibrillaire (fig. 8 et 9, *rp*), dont les mailles qui limitent le bord de la cellule sont ouvertes pour laisser échapper le produit de la sécrétion. C'est une zone *protoplasmique excrétaute*, et qui se distingue de la zone précédente (*glandulaire sécrétante*) par son faible développement et par le fait que, soit le protoplasma, soit le réseau fibrillaire se colorent vivement dans les réactifs (fig. 8, *pp*). Le réseau fibrillaire superficiel existe dans toute la cellule épithéliale et forme des mailles sphériques, qui frappent par leur régularité. Le bord libre de chaque cellule est dépourvu de membrane, en sorte que, dans cette région, elle est limitée par le cytoplasma lui-même. On aperçoit souvent le long des cellules glandulaires de l'épithélium intestinal une frange claire (fig. 9, *gs*),

formée par le produit de la sécrétion, sous forme de globules agglutinés ensemble.

Nous n'avons jamais rencontré d'éléments portant des cils vibratiles, comme on en a décrit dans l'intestin d'*Hæmopsis*, d'*Aulastomum*, de *Nephelis* et de la Clepsine. Le contenu des cellules épithéliales de l'intestin se colore beaucoup plus vivement que celui des cellules de l'épithélium stomacal; les cellules épithéliales de l'intestin se colorent dans l'éosine, et très vivement dans l'hématoxyline de HEIDENHAIN. Le tissu conjonctif sous-épithélial, formant la membrane externe de la paroi intestinale, renferme des fibres musculaires très délicates, à direction longitudinale (Pl. 6, fig. 7 et 8, *fml*), ainsi que des fibres à direction circulaire (fig. 7, *fmc*); ces éléments sont transparents, identiques à ceux qui forment la musculature de la paroi stomacale et se colorent facilement dans l'éosine.

L'emploi de différents colorants nous a montré que les cellules épithéliales de l'intestin se comportent vis-à-vis de ces derniers comme les éléments de l'épithélium stomacal. La portion glandulaire du cytoplasma, où semble se former le produit de la sécrétion, se colore beaucoup plus faiblement que la zone protoplasmique qui avoisine le bord libre de la cellule, où les mailles du réseau fibrillaire, après leur rupture, déversent dans l'intestin leur produit de sécrétion (Pl. 6, fig. 9, *pp*).

La façon différente dont se comportent les deux portions du cytoplasma vis-à-vis des réactifs, est particulièrement visible avec l'hématoxyline; la portion protoplasmique prend l'aspect d'une frange bleue foncée.

Ce qui distingue essentiellement la paroi de l'estomac de la paroi intestinale, c'est la présence dans cette dernière de nombreux vaisseaux sanguins (fig. 7 et 8, *rs*), qui nous conduit à admettre avec BOURNE(18) que c'est dans cette portion du tractus que se fait l'absorption. Ce sont les vaisseaux sanguins qui donnent aux parois intestinales leur coloration brunâtre caractéristique.

DEUXIÈME PARTIE

LES ORGANES ANNEXES DU TUBE DIGESTIF

III. — Structure et fonction des glandes péripharyngiennes.

Les glandes, que BRANDT (49) a décrites pour la première fois, sous le nom de *glandes salivaires*, occupent la région antérieure du tube digestif et s'étendent depuis le pharynx (au niveau du collier œsophagien) jusqu'aux premiers cæcums gastriques.

Surtout abondantes dans la région péripharyngienne, leur masse blanchâtre présente macroscopiquement l'aspect de fines granulations. Sous un faible grossissement, il est facile de voir que la masse granuleuse est formée de petites vésicules, en très grand nombre, généralement ovales et disposées sans ordre entre les fibrilles de la musculature du pharynx¹ (Pl. 7, fig. 11, α , β , γ , δ) ; grâce à leur position entre les fibres musculaires motrices du pharynx, les glandes se trouvent pressées les unes contre les autres au moment de la succion, d'où il résulte que l'écoulement de leur sécrétion en est facilité. Chaque vésicule représente une glande monocellulaire, munie chacune d'un canal excréteur propre, en sorte que nous n'avons pas affaire ici à une glande proprement dite, formée par la réunion de cellules glandulaires et différenciée du tractus en vue d'une fonction spéciale, comme c'est le cas des glandes annexes du tube digestif des Vertébrés. Chez la Sangsue, les glandes péri-

¹ On trouvera des figures représentant la disposition générale des glandes péripharyngiennes dans les ouvrages de S. APATHY, J.-M. CROCKEWIT et BERTELLI (40, 50, 41).

pharyngiennes ne sont pas fonctionnellement différenciées de l'épithélium glandulaire, en sorte que nous pouvons les considérer comme des glandes de la muqueuse pharyngienne dans leur plus grand état de simplicité.

Chaque glande est formée d'une cellule ovoïde, le *corps glandulaire* (Pl. 7, fig. 12, *cg*), dont le grand diamètre mesure de 20 à 60 μ , et d'un canal, le *canal excréteur* (fig. 12, *ce*). Ce dernier est le prolongement même de la cellule, il est par conséquent limité par la membrane cellulaire et présente un diamètre de 8.5 μ .

La longueur des canaux excréteurs des cellules glandulaires est très variable et dépend de la position du corps glandulaire par rapport à la cavité buccale où ils déversent le produit de la sécrétion ; dans la règle, nous n'en avons pas rencontré dont la longueur excédât 0^m,013.

Après un trajet plus ou moins long, les canaux excréteurs se réunissent en faisceaux ; des anastomoses ont été observées par VOGT et YUNG (28) CROCKEWIT (50) et BERTELLI (41). La présence de ces dernières indiquerait un acheminement vers la formation d'une glande composée, qui doit être considérée comme une forme fonctionnellement différenciée de l'épithélium glandulaire.

Avant d'aborder l'étude histologique de ces organes, nous devons dire que leur position dans le voisinage de la bouche, leur a valu le nom de *glandes salivaires*, que leur a donné BRANDT : elles furent de même désignées sous ce nom par plusieurs observateurs, entre autres par MOQUIN-TANDON (12), LEUCKART (21), CROCKEWIT (50) et LEYDIG (22). S. APATHY, qui les étudia au double point de vue de leur structure et de leur fonction, leur donne le nom de *Halsdrüsen* et BERTELLI, celui de glandes péripharyngiennes (*glandule perifaringeae*).

Il est aujourd'hui bien établi que la sécrétion de ces glandes, sur laquelle on a beaucoup discuté, n'est pas la même que celle

que l'on trouve dans les glandes salivaires des Vertébrés supérieurs; du reste les glandes péribucales, que l'on rencontre chez un grand nombre d'animaux, appartenant aux groupes les plus divers, ne remplissent pas au point de vue physiologique les fonctions de glandes *salivaires*. Il est à remarquer que, chez les Vers, les fonctions les plus diverses leur sont dévolues, ainsi FILIPPI décrit une espèce de Sangsue originaire du Mexique, chez laquelle ces mêmes organes fonctionnent comme glandes *venimeuses*.

Pour ces raisons, nous préférons désigner le paquet des glandes unicellulaires qui entourent le pharynx, sous le nom de *glandes péripharyngiennes*.

L'examen d'un grand nombre de coupes, passant par les glandes péripharyngiennes, nous a montré la diversité d'aspects que présentent ces organes, ainsi que les différentes façons dont ils se comportent vis-à-vis des réactifs.

Il est indispensable dans l'étude de leur structure, comme nous avons pu nous en rendre compte, de prendre en considération leur état fonctionnel. Le mécanisme de la sécrétion et ses différents stades, que l'on a pu suivre dans un grand nombre de glandes¹, nous ont donné la notion de la variabilité des cellules glandulaires. Nous avons constaté que, sur un même individu, elles peuvent revêtir des formes très différentes, dépendant d'un cycle physiologique dont il faut déterminer les phases successives. Pour ce qui concerne les glandes péripharyngiennes il est important de noter qu'elles présentent le même polymorphisme, dû au produit de sécrétion que la glande élabore, et qui permet de suivre les diverses phases de son activité.

Nous avons étudié la structure intime des glandes péripharyngiennes par deux procédés principaux :

¹ Voir les travaux de NUSSBAUM. *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen* dans Arch. f. mikrosk. Anat. et OPPEL. A., *Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere*. I., II. et III. Theil, Jena.

Sur des coupes. Nous avons régulièrement suivi la méthode suivante : l'animal est chloroformé, puis étalé sur une plaque de liège. Après avoir rapidement mis à nu la région du pharynx, nous le plongeons dans le fixatif. De cette façon les éléments arrivent encore vivants au contact du réactif, ce qui est indispensable pour que leur déformation soit réduite au minimum. Le fixatif qui nous a donné les meilleurs résultats est le sublimé acétique à 5 ou 10 % en solution saturée dans de l'eau ; il faut l'employer à froid et son action ne doit pas être prolongée au delà de 30 minutes.

Le lavage se fait dans de l'alcool à 70 % additionné d'un peu de teinture d'iode pour débarrasser la préparation du sublimé en excès. Il est important que le réactif soit complètement absorbé ; on y parvient en procédant par décolorations successives, jusqu'à ce que la teinte jaune pâle de l'alcool ne disparaisse plus. La préparation est ensuite durcie dans la série des alcools, puis incluse dans la paraffine.

A l'état frais. La plupart de nos observations ont été recueillies par ce procédé, qui présente de grands avantages sur le précédent et qui se prête très bien à l'étude des cellules glandulaires. Du reste, l'emploi des fixatifs en histologie varie à l'infini et il est certain que leur valeur est très relative ; aussi, il est toujours préférable d'étudier les éléments vivants afin d'éviter les erreurs auxquelles on s'expose avec l'emploi des réactifs, si l'on n'opère pas dans les mêmes conditions. Les cellules glandulaires sont observées après dilacération de la glande dans la solution physiologique (Na Cl à 7,5 ‰), et prises sur des animaux vivants.

Les divergences de vue, que l'on rencontre dans la littérature au sujet de la structure des glandes en question, proviennent en grande partie de l'emploi de réactifs divers, en sorte que, pour obvier à ces inconvénients, il faudrait toujours indiquer la technique à côté des résultats obtenus, ou, ce qui est encore

mieux, observer les éléments vivants dans les liquides convénables. Dans l'observation des phénomènes, cette dernière méthode réduit les chances d'erreur au minimum. Les glandes péripharyngiennes de la Sangsue, remarquables par leur état de simplicité et par le fait qu'elles sont monocellulaires, sont réunies en une masse compacte, blanchâtre, qui s'étend dans les 9 premiers segments de l'animal ; leur dimension est très variable, nous en avons mesuré dont le grand axe avait de 20 à 60 et même 80 μ . Un grand nombre de dilacérations nous ont montré que nous avons affaire à un organe éminemment variable ; les cellules observées sur un même individu présentent des aspects très différents, que l'on peut facilement mettre en évidence par l'emploi des colorants.

Il en est de même si on les étudie après fixation, ainsi si l'on plonge les coupes dans l'hématoxyline au fer de HEIDENHAIN pendant 1 minute, on trouve des cellules dont le contenu est très diversement coloré et d'autres qui ne se colorent pas.

Ces faits, qui frappent à première vue, traduisent des états particuliers des glandes, qui correspondent aux différentes phases de leur activité. Il est très rare de rencontrer des cellules absolument vides ; même dans la période de repos, et pris sur des individus soumis à un jeûne de plusieurs mois, les éléments renferment des granulations. Nous pensons que la sécrétion se forme en tous temps, et qu'elle est, jusqu'à une certaine mesure, indépendante de la succion ; cependant après quelques heures de travail, le nombre des cellules remplies de sécrétion est beaucoup plus considérable.

S. APATHY (40) arrive aussi à la conclusion que l'activité des glandes est indépendante de leur état fonctionnel ; il a même rencontré des cellules remplies de sécrétion chez des individus qui n'ont jamais sucé de sang.

Il ressort de ces considérations que le produit de la sécrétion est expulsé au fur et à mesure de sa formation et s'écoule dans

la cavité digestive, où il intervient peut-être dans les phénomènes de la digestion. Pour se faire une idée juste de la structure intime des cellules glandulaires, il est indispensable de tenir compte de leur état fonctionnel, aussi nous avons toujours procédé de la façon suivante.

Un certain nombre d'exemplaires adultes étaient soumis à un jeûne absolu d'au moins trois ou quatre mois, pendant lesquels les glandes ne fonctionnaient pas.

On les divise ensuite en deux lots ; le premier renferme des Sangsues dont on prolonge l'inanition, le second au contraire des individus chez lesquels on détermine l'activité des cellules glandulaires par la succion du sang de Grenouille.

Dans ces conditions, nous avons recueilli les observations suivantes : Pendant la période de repos de la glande, c'est-à-dire chez des animaux ayant jeûné pendant 4 à 5 mois, les cellules présentent de très fines granulations (Pl. 7, fig. 21, *g*) occupant la région périnucléaire, entre le noyau et le bord proximal de la glande, et où elles paraissent se former au début de la phase d'activité de la cellule glandulaire. Ces mêmes granulations se retrouvent dans les cellules entrant en activité ; par leur aspect et par les réactions microchimiques auxquelles elles donnent lieu, elles présentent une analogie avec les fines granulations (prézymogènes), que MOURET¹ a décrites dans la zone externe des cellules tapissant les culs-de-sac glandulaires du pancréas. Nous les avons également rencontrées dans les cellules en activité (fig. 12, *g*).

Dans la phase de repos, le canal excréteur (fig. 21, *ce*) ne renferme pas de granulations, sauf dans sa partie terminale.

Pour ce qui touche à la physiologie de la cellule glandulaire, et contrairement à la terminologie de plusieurs auteurs, nous appelons *période de repos* de la glande le temps qui suit sa pé-

¹ MOURET, J.. *Contribution à l'étude des cellules glandulaires*. Journ. de l'anat. et de la physiol., mai 1895.

riode d'activité, et pendant lequel son protoplasma ne renferme aucune granulation du produit de la sécrétion qui a été expulsé pendant le travail de la cellule. La *période d'activité* de la glande, que l'on peut réaliser expérimentalement par l'action d'excitants divers, est le temps pendant lequel son protoplasma élabore le produit de la sécrétion et l'élimine après sa formation.

Nous n'avons jamais rencontré des cellules entièrement vides, même chez des individus soumis à un jeûne prolongé ; leur protoplasma renferme des granulations, mais en nombre infiniment moins grand que lorsque la cellule est en activité. Nous pensons que si les cellules glandulaires entrent en activité pendant la succion leur état de repos n'est pas absolu, alors même que l'animal ne suce pas.

S. APATHY constate que la sécrétion de ces organes est continue mais très lente ; le nombre de cellules vides augmente chez des individus inanitiés. Un grand nombre d'expériences nous ont cependant montré que les cellules inactives ne peuvent entrer d'elles-mêmes en activité ; elles se vident simplement après leur phase d'activité, mais avec une extrême lenteur, si bien que le canal excréteur peut renfermer de la sécrétion alors que le corps glandulaire en est totalement dépourvu.

C'est pendant la période de repos qu'il convient le mieux d'étudier la structure des cellules glandulaires. En général, le noyau n'est pas visible ; nous n'avons jamais réussi à le voir sans l'intervention de réactifs appropriés ou sans isoler les cellules à l'état frais. Ce dernier procédé est encore le meilleur, il nous a donné de très bonnes colorations nucléaires avec du bleu de tournesol (Pl. 7, fig. 19, *N*).

CROCKEWIT (50) a de même observé que le noyau des cellules glandulaires n'est pas visible, il n'est pas arrivé à pouvoir le colorer sur le vivant ; cet auteur pense que ce sont les granulations, contenues dans le protoplasma, qui empêchent de le distinguer ; c'est aussi l'opinion de LEUCKART (21). Nous avons ob-

tenu une coloration très nette du noyau en traitant par le vert de méthyle ¹ une cellule fraîche préalablement isolée. Le noyau est généralement ovale, il occupe la base de la cellule (fig. 18, *N*) et renferme un réseau de chromatine avec 1 ou 2 nucléoles; il mesure en moyenne 8,5 sur 6 μ .

Sur toutes les cellules observées à l'état de repos, nous avons vu que le cytoplasma présente une disposition en réseau à traversées très fines et dont les mailles sont grandes et irrégulières (Pl. 7, fig. 18, 19, 20 et 21, *mp*).

S. APATHY (30, 40) pense que les fines granulations que renferme le cytoplasma glandulaire, après l'expulsion de la sécrétion, sont dues à une précipitation d'albumose par le sublimé, employé comme fixatif; nous ne partageons pas cette manière de voir, car ces mêmes granulations se retrouvent dans les cellules vivantes, après avoir expulsé leur sécrétion. Du reste l'auteur ne décrit la structure de ces éléments qu'après fixation; nous pensons qu'il est préférable d'observer les cellules à l'état frais, surtout lorsqu'il s'agit de glandes, afin d'éviter les altérations, qui souvent sont la conséquence de l'emploi des réactifs et entraînent des erreurs d'observation.

Le deuxième lot de Sangsues renferme des individus auxquels nous avons donné du sang de Grenouilles à sucer; après 5 heures de succion continue, c'est-à-dire chez des individus dont les glandes sont en état d'activité, presque toutes les cellules sont remplies d'une masse brunâtre, formée de granulations plus ou moins grosses (Pl. 7, fig. 12, 13 et 18, *g*) et caractérisées 1° par leur volume plus grand que celui des granulations que l'on trouve dans les cellules au repos, 2° par la netteté de leurs contours, 3° par leurs réactions microchimiques (oxyphilie) et leurs propriétés physiologiques qui les rapprochent des grains de zymogène caractéristiques des cellules à ferment.

¹ On prend une solution forte de vert de méthyle additionnée de 0.75 % d'acide acétique.

Cette substance granuleuse, qu'élabore le protoplasma pendant la période d'activité de la glande constitue le principe actif de la sécrétion des glandes péripharyngiennes, dont les propriétés physiologiques ne sont pas entièrement connues. Les cellules glandulaires en état d'activité ont ceci de particulier, que le produit de la sécrétion, qui, dans la première période de leur travail, remplit la totalité du corps glandulaire, empêche absolument de voir le noyau ainsi que la structure réticulée du cytoplasma (fig. 13).

Les granulations de la sécrétion sont surtout abondantes dans la région superficielle du protoplasma, on en trouve en grand nombre dans les canaux excréteurs où il est facile de les voir s'écouler en observant les cellules fraîches.

L'expulsion du produit de la sécrétion s'effectue très lentement, en sorte que longtemps après leur activité les cellules renferment encore des granulations.

Du reste, on observe de grandes variations quant à l'état fonctionnel de chacune d'elles; nous avons trouvé des cellules déjà complètement vides quelques heures après leur activité, chez lesquelles le réseau cytoplasmatique est particulièrement visible. Dans ces dernières, il se présente, en général, sous forme de travées protoplasmiques (Pl. 7, fig. 19, *mp*) irrégulières et limitant de grandes mailles en général sphériques où s'accumule le produit de la sécrétion.

On peut dire, d'une manière générale, qu'après plusieurs heures de succion continue la cellule finit par se vider et entre dans la période de repos, que nous avons caractérisée plus haut et qui suit la période d'activité de la glande.

Dans la dernière phase de la période d'activité, la cellule renferme, à l'état frais, de grosses granulations qui se colorent en violet dans l'éosine, tandis que le cytoplasma se colore en rose; dans ce stade le cytoplasma glandulaire renferme des vacuoles remplies d'eau, dont la réaction n'est pas acide, et qui sert à

dissoudre partiellement les grains de la sécrétion, qui ont atteint un volume maximum correspondant à leur état de maturité. Ces vacuoles ne se rencontrent que dans les glandes présentant une active sécrétion, mais elles finissent par disparaître à la longue; nous les avons rencontrées également dans les canaux excréteurs, à une distance de quelques millimètres du corps glandulaire (Pl. 7, fig. 22, *v*). A cette distance du col de la glande, les granulations, que l'on trouve dans le canal excréteur, sont remarquables par leur grosseur.

Si l'on place une cellule bourrée de granulations dans de l'eau, au bout d'un certain temps, son produit de sécrétion se dissout et la structure du cytoplasma apparaît nettement; le contour des granulations devient d'abord moins net, puis elles finissent par disparaître. L'acide acétique dilué agit d'une façon analogue. Les vacuoles, dont il vient d'être question, présentent une analogie avec celles que MOURET¹ a décrites dans les cellules à ferment du pancréas, dont le rôle est de dissoudre les grains de la substance zymogène, dont ces cellules sont remplies, et de les transformer en ferment véritable. Dans les cellules des glandes péripharyngiennes, elles naissent sous l'influence d'une excitation sécrétoire, et leur contenu aqueux contribue sans doute à l'expulsion de la substance granuleuse.

Les canaux excréteurs de toutes les glandes en activité sont remplis de granulations prêtes à être expulsées; elles se distinguent par leur grande dimension, et sont souvent formées par la fusion de plusieurs granulations réunies en paquets.

Nous résumons, comme suit, le cycle physiologique des glandes péripharyngiennes, dont nous venons d'examiner les phases successives.

¹ MOURET, loc. cit., p. 210.

A. *Phase de repos.*

La cellule présente généralement quelques granulations, petites, limitées à la région périnucléaire; souvent elle est complètement vide, et son contenu transparent ne se colore pas dans les réactifs comme l'hémalun et l'hématoxyline de HEIDENHAIN (fig. 11, β). Dans ce stade le cytoplasma glandulaire est bien visible, il présente des travées protoplasmiques, limitant des mailles irrégulières, au milieu desquelles se trouve le noyau (fig. 19 et 21).

B. *Phase d'activité.*

α) *Stade de début.* Le corps glandulaire est rempli assez uniformément par des granulations de dimensions variables, et qui paraissent se former dans la zone interne de la cellule. Dans ce stade de la phase d'activité de la cellule les granulations sont encore peu nombreuses, en sorte que les travées du réseau protoplasmique sont visibles (fig. 18 et 19).

β) *Stade moyen.* Les grains de la sécrétion remplissent la totalité du corps glandulaire; ils ont atteint leur maturité complète, sont volumineux, à contour nettement délimité et serrés les uns contre les autres, en sorte que le réseau protoplasmique ainsi que le noyau ne sont jamais visibles (Pl. 7, fig. 12 et 13).

γ) *Stade final.* Les granulations de la sécrétion sont grosses et en partie déjà expulsées, d'autres semblent se dissoudre, en sorte que le cytoplasma glandulaire est visible. Il présente des vacuoles à réaction neutre et se colore très vivement dans les réactifs comme l'hématoxyline de HEIDENHAIN et l'éosine (fig. 20), après fixation au sublimé.

Ces mêmes phénomènes s'observent sur les cellules vivantes, après dissociation dans la solution physiologique de sel, méthode

dont se sont servis KÜHNE et LEA¹ pour observer les granulations de la zone interne des cellules glandulaires du pancréas. Après ce stade, qui aboutit à l'expulsion totale du produit de la sécrétion, la cellule cesse de travailler et entre dans la période que nous avons appelée *phase de repos*. Sur des individus inanitiés, on peut observer un grand nombre de cellules inactives; par contre, à côté de très nombreuses cellules vides, on rencontre des glandes présentant tous les stades intermédiaires de la sécrétion, jusqu'à des cellules remplies de sécrétion.

Ces états fonctionnels différents, que présentent les cellules glandulaires sur un même individu et dans des conditions physiologiques très différentes, constituent le fait le plus curieux que nous ait révélé l'étude des glandes péripharyngiennes de la Sangsue. Chez un animal jeune, mesurant 2 ctm. de longueur, et dont l'estomac était complètement vide, à côté d'un grand nombre de cellules glandulaires vides nous avons rencontré des glandes dont le corps était rempli de sécrétion.

Les cellules vides ne se colorent pas dans l'éosine, tandis que les éléments en activité se colorent vivement, mais seulement ceux qui présentent le dernier stade de la sécrétion.

Il ressort de ces faits que la sécrétion des cellules des glandes péripharyngiennes est constante et que le produit de leur activité s'écoule très lentement.

Le polymorphisme des cellules glandulaires est en relation avec leur état fonctionnel, et se traduit d'une façon très caractéristique par la manière dont ces organes se comportent vis-à-vis des réactifs.

Toute une série de colorations, appliquées généralement après fixation au sublimé, nous a permis de constater que les cellules glandulaires sur une même coupe, réagissent différemment. Dans l'hémalum, les granulations des cellules, présentant le

¹ KÜHNE, W. und LEA, A., *Ueber die Absonderung des Pankréas*, in: Verh. d. Naturhist. med. Vereins zu Heidelberg. Bd. I, 1874-1877.

stade δ de leur phase d'activité, se colorent très vivement en violet foncé, de même dans l'hématoxyline au fer ; tandis que les cellules vides restent incolores (Pl. 7, fig. 11, α).

L'éosine ne colore que les cellules présentant le stade δ , les granulations en rouge foncé et le cytoplasma en rose (fig. 20), tandis que les cellules présentant les stades α et β ne se colorent pas ; les mêmes remarques s'appliquent aux canaux excréteurs des glandes.

Les granulations de la sécrétion se colorent vivement, à l'état frais, par une solution bleue de tournesol (fig. 19, *gs*) ; leur coloration bleu foncé prouve que la réaction de la sécrétion des glandes péripharyngiennes n'est pas acide. Nous avons constaté par des injections hypodermiques de tournesol bleu, *in vivo*, qu'au bout de 24 heures les glandes, examinées à l'état frais, présentent des granulations vivement colorées en bleu ; elles se montrent indifférentes vis-à-vis de l'alizarine sulfoconjuguée.

Enfin les granulations des cellules mûres (stade γ) se colorent en violet clair dans l'hématoxyline de DELAFIED, tandis que le cytoplasma reste incolore, le contenu des canaux excréteurs présente la même réaction.

Nous pensons que si la partie moyenne du tube digestif de la Sangsue présente, pendant la digestion, une réaction acide, comme KOWALEWSKY (67, 68) l'a constaté chez la Clepsine, elle est due à la sécrétion de l'épithélium stomacal, et, dans tous les cas, ne provient pas des glandes salivaires.

Aucune recherche spéciale n'a été entreprise en vue de savoir quelle est la nature de la substance sécrétée par les glandes péripharyngiennes de la Sangsue. HAYCRAFT (63) est le premier qui ait démontré que le principe actif de l'*extrait de Sangsue* possède la propriété d'empêcher la coagulation du sang ; depuis lui, un grand nombre de travaux ont été entrepris sur la propriété anticoagulante de la sécrétion des glandes pharyngiennes, dont on trouvera l'indication dans un ouvrage récent d'ARTHUS ¹.

¹ ARTHUS, M., *La coagulation du sang* (Collection Scientia), Carré, Paris.

Par des recherches expérimentales, et en opérant seulement sur la masse des glandes, ce que n'avaient pas fait ses prédécesseurs, BERTELLI (41, 42, 43) a établi d'une façon certaine que le principe actif de l'*extrait de Sangsue* empêche la coagulation du sang et que cette propriété est due à la sécrétion seule de ces organes et non à celle des glandes labiales.

Il est donc démontré que les glandes annexées à la partie antérieure du tube digestif ne fonctionnent pas comme glandes salivaires, question que CUVIER (52) s'était déjà posée mais sans la résoudre.

Leur étude histologique et physiologique nous a conduit à admettre que, par les propriétés de leur sécrétion, ces organes sont destinés à faciliter la succion du sang, dont la Sangsue, ainsi que plusieurs autres Hirudinées se nourrissent; en outre la disposition particulière de leur canaux excréteurs vient confirmer cette manière de voir.

Plusieurs observateurs tels que MOQUIN-TANDON, LANG, BRANDT, etc., admettent que les canaux excréteurs des glandes péripharyngiennes aboutissent au pharynx dans lequel elles déversent leur produit de sécrétion. Depuis lors, une étude approfondie des mâchoires de la Sangsue a permis à plusieurs observateurs de se rendre compte qu'il n'en est pas ainsi. Pour notre part, nous n'avons jamais réussi à voir sur les coupes du pharynx que les canaux excréteurs des glandes en question aboutissent dans cette portion du tube digestif; ils semblent au contraire recouvrir les parois pharyngiennes et se prolonger au delà du pharynx pour aboutir aux mâchoires. Du reste, dans la préparation d'un extrait des glandes péripharyngiennes, nous avons obtenu la totalité de la masse glandulaire en prenant les mâchoires avec une pince et en les arrachant doucement; nous détachions ainsi du même coup les glandes avec les mâchoires, ce qui semble bien indiquer leur relation avec ces dernières.

LEUCKART (21, 53) admet, qu'après un parcours plus ou

moins long, qui dépend de la position des corps glandulaires, les conduits excréteurs se réunissent en trois faisceaux épais, qui longent la face interne des muscles abducteurs des mâchoires, s'irradient dans la substance de ces dernières, et aboutissent à l'extérieur entre les dents situées à leur sommet.

De même BERTELLI admet que les conduits excréteurs aboutissent à la racine des dents et qu'ils déversent dans les espaces interdentaires le produit de la sécrétion ; il nie la possibilité que les canaux aboutissent dans le pharynx.

Cette disposition particulière des conduits excréteurs s'explique par la fonction même des glandes ; au sortir des vaisseaux, le sang arrive au contact des mâchoires où il s'imprègne de la sécrétion. Grâce à elle il arrive liquide dans l'estomac. On trouvera de plus amples renseignements sur la terminaison des canaux excréteurs dans les ouvrages de CROOCKEWIT (50), APATHY (39, 40), BOURNE (18) et REMY SAINT-LOUP (56).

S'il est actuellement démontré que les glandes péripharyngiennes de la Sangsue ne fonctionnent pas comme glandes salivaires, nous ne possédons cependant pas la preuve que ces organes annexes du tube digestif ne jouent aucun rôle dans la digestion du sang.

CUVIER (52) et BLANCHARD (46) sont les seuls auteurs, à notre connaissance, qui aient assimilé le produit de sécrétion de ces organes à un suc digestif ; cependant ce dernier ne pense pas que la sécrétion des glandes en question possède la propriété de digérer les aliments.

Nous n'avons pu recueillir aucun document positif sur la nature et les propriétés digestives de la sécrétion des glandes péripharyngiennes.

HAYCRAFT a émis l'idée que la substance anticoagulante de l'extrait de Sangsue est un ferment antagoniste du fibrin ferment. Ses recherches montrèrent cependant que l'extrait des glandes ne renferme pas d'enzyme, car son action n'est pas détruite à la

température d'ébullition. Cet auteur ne pense pas que la substance active de l'extrait de Sangsue soit analogue à de la peptone, qui possède cependant, en injection intraveineuse, la propriété de rendre le sang incoagulable. DICKINSON (60) a obtenu un extrait de Sangsue dont il a étudié les propriétés; il constate que l'extrait aqueux agit soit dans l'organisme, en injection intraveineuse, soit hors de l'organisme *in vitro*, et il arrive à la conclusion que le principe actif, doit être classé dans le groupe des albumoses.

LEDoux (70) a aussi étudié les propriétés physiologiques de la sécrétion des glandes péripharyngiennes: il a préparé son extrait en utilisant la partie antérieure du corps de la Sangsue. CROCKEWIT (50) considère que la substance sécrétée par ces glandes est un nucléoprotéide, qui, en dose très minime, empêche la coagulation du sang. BERTELLI étudie les propriétés de la sécrétion, mais il ne parle pas de sa nature. APATHY pense que les granulations des cellules traitées par le sublimé sont dues à une précipitation d'albumose; il décrit dans les cellules, après la sécrétion, un liquide clair, renfermant de l'albumose en solution, mais il n'insiste pas sur la nature chimique de la sécrétion.

VON FURTH (31), dans sa chimie physiologique, passe en revue les principales recherches concernant la sécrétion buccale de la Sangsue; il expose quelques propriétés chimiques du principe actif de la sécrétion, et pense qu'il doit être rangé parmi les substances albuminoïdes. En se basant sur les travaux de HAYCRAFT (63), DICKINSON (60), LEDoux (70), KUNTZNETZOW (69), l'auteur ne pense pas que la substance anticoagulante soit un ferment, car son action n'est pas détruite par l'ébullition.

Nous possédons un travail très complet de PEKELHARING¹ sur les propriétés du principe actif de l'extrait de Sangsue, dans lequel il montre ce qui le distingue du plasma de peptone.

Il conclut que, dans les injections de protéoses, la substance

¹ PEKELHARING. *Untersuchungen über das Fibrin ferment*, 1892.

anticoagulante empêche la transformation du zymogène en ferment, tandis que la substance de l'extrait de Sangsue agit en empêchant la libération du zymogène. Dans son ouvrage sur la coagulation du sang, ARTHUS ne mentionne aucun fait relatif à la nature de la substance active de l'extrait de Sangsue.

Il résulte des réflexions présentées ci-dessus que nous ne savons pas quelle est la nature chimique de la sécrétion des glandes péripharyngiennes. Guidé par ce qui se passe chez les animaux, dont la muqueuse gastrique se rapproche de celle de la Sangsue par l'absence de glandes, et aussi par les particularités que présente le fonctionnement des glandes péripharyngiennes, nous avons été conduits à supposer que la sécrétion de ces dernières doit intervenir dans les phénomènes de la digestion.

Il nous est impossible de concevoir une digestion par l'activité seule d'un épithélium tel que celui de la Sangsue, qui, dans aucune de ses parties, ne présente des cellules à ferment, si caractéristiques, chez les Vertébrés, des glandes gastriques ainsi que des glandes annexes du tube digestif. Il nous semble, au contraire, à la suite d'une étude à la fois microchimique et physiologique, que les cellules des glandes péripharyngiennes présentent un grand nombre de propriétés, qui caractérisent la cellule à ferment que l'on trouve dans les glandes peptiques de la muqueuse gastrique des Vertébrés, ainsi que dans celles qui tapissent les culs-de-sac glandulaires du pancréas.

Si on les traite, à l'état frais, ou après fixation au sublimé, par les vapeurs d'acide osmique, les granulations de la sécrétion se colorent en brun (Pl. 7, fig. 12, *g.*), comme le font les grosses granulations de la zone interne des cellules glandulaires du pancréas. Dans l'éosine, et après fixation au sublimé, les granulations des cellules présentant le stade γ de la sécrétion, se colorent en rouge (fig. 20, *g.*); OPPEL¹ donne cette réaction

¹ OPPEL, A., *Lehrbuch der vergleichenden microscopischen Anatomie der Wirbeltiere*. 3. Teil: *Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber*. Jena, 1900.

comme caractéristique des granulations de la zone interne des cellules glandulaires du pancréas, que nous savons formées, d'après les travaux de R. HEIDENHAIN¹, de la substance zymogène, qui sert à préparer le ferment sécrété par la glande.

Les cellules glandulaires présentant le dernier stade de leur activité, et qui sont très peu nombreuses chez les individus inaniés, renferment des granulations que l'acide picrique colore en jaune d'or comme les grains de zymogène les plus caractérisés.

Nous devons noter que les grains prêts à être expulsés ne se colorent pas en noir par l'hématoxyline au fer, comme c'est le cas, d'après SCHNEIDER (25), des grains que renferment les cellules glandulaires du pancréas : cet auteur indique, ainsi que GARNIER, le bleu de toluidine comme réactif des grains de la substance zymogène, qui les colore en vert.

Si nous avons pu recueillir un certain nombre de réactions chromatiques, que les cellules des glandes péripharyngiennes partagent avec les cellules à ferment étudiées chez les animaux supérieurs, nous ne pensons pas néanmoins qu'il existe de réactif spécifique de la substance zymogène. Il serait donc prématuré de tirer une conclusion en faveur de l'existence de grains de ferment dans les cellules des glandes péripharyngiennes, sans avoir étudié la sécrétion même de ces organes au point de vue physiologique.

Pour cette raison, et pour celle mentionnée plus haut, nous avons fait quelques expériences en vue de connaître la nature de la sécrétion et de savoir si elle joue un rôle dans la physiologie de la digestion. Avant d'en donner les résultats, nous tenons à dire que la question ne nous paraît pas absolument résolue, en sorte que nous ne nous bornerons qu'à l'exposé des faits observés. Les expériences ont été faites *in vitro*. Dans la

¹ HEIDENHAIN, R., *Physiologie der Absonderungsvorgänge*. Handb. d. Phys. von L. HERMANN, Bd. V, S. 1-420. 1880.

préparation de l'extrait des glandes, nous avons suivi la méthode suivante.

Les glandes en question avec les mâchoires ont été enlevées¹, le plus rapidement possible, à 30 Sangsues; la masse ainsi obtenue est placée dans de l'alcool absolu pendant 48 heures, afin de fixer les éléments. On doit changer l'alcool pour éliminer le pigment qu'il a pu dissoudre. Les morceaux sont exposés ensuite à l'air libre sur du papier filtre, jusqu'à complète évaporation de l'alcool qu'ils contenaient. Le résidu est ensuite broyé dans un mortier avec du sable fin, préalablement lavé et séché. On traite ensuite le magna par de l'eau thymolysée, ou simplement par de l'eau distillée à la température de la glace. La macération des glandes dure 24 heures, après quoi on filtre, puis on centrifuge le liquide filtré, et on obtient ainsi un extrait aqueux des glandes péripharyngiennes sous forme d'un liquide blanc-jaunâtre à réaction neutre. Nous avons obtenu 100 cc. de l'extrait.

Expérience I. — Dans un tube à essai A, maintenu à l'étuve à la température fixe de 25° C., et contenant de l'eau acidulée (2 % d'HCL.), nous plaçons un morceau de fibrine².

Dans un deuxième tube B, maintenu à la même température et contenant de l'eau additionnée de 2 % de carbonate de soude, nous plaçons une petite quantité de la même fibrine. Dans chacun des tubes, nous ajoutons 10 cc. de l'extrait des glandes, et nous observons les phénomènes suivants : Au bout de 3 heures, dans le tube A, la fibrine se gonfle et se désagrège, tandis que dans le tube B elle reste absolument intacte.

Expérience II. — La même que la précédente. On place dans les tubes A et B des cubes d'albumine cuite avec 10 cc. de l'extrait ; au bout du même temps, l'albumine n'est pas attaquée.

¹ Cette opération est facilitée en détachant directement les mâchoires, auxquelles le paquet des glandes est relié par les canaux excréteurs de ces dernières.

² La fibrine employée dans ces expériences provient du sang de Porc; elle est conservée dans de la glycérine; on la lave avant de s'en servir.

Les deux expériences sont prolongées pendant 7 heures ; au bout de ce temps, dans le tube A, la fibrine est presque entièrement dissoute, tandis que dans le tube B elle n'a subi aucune modification. Dans les deux tubes, au bout de 7 heures, les cubes d'albumine ne présentent aucune altération.

Expérience III. — Nous plaçons quatre tubes à essai A, B, C, D à l'étuve (25°C.). Les tubes A et B renferment de l'eau acidulée avec 2‰ d'HCL et chacun d'eux reçoit 10 centigrammes de pepsine. Dans le tube A, nous plaçons un cube d'albumine et dans le tube B un morceau de fibrine. Les tubes C et D contiennent de l'eau à 2‰ de carbonate de soude ; chacun d'eux reçoit 12 cc. de trypsine provenant d'un extrait de pancréatine. Le tube C reçoit de l'albumine cuite et le tube D de la fibrine. Dans ces conditions, et au bout de 3 heures, nous observons les phénomènes suivants. Dans les tubes B et D, la digestion est complète, tandis qu'elle commence dans les deux autres ; au bout de 7 heures, la digestion est terminée dans les quatre tubes ; elle est plus rapide avec la trypsine.

Expérience IV. — Au bout de 22 heures, nous obtenons une dissolution complète de la fibrine avec 10 cc. de l'extrait, en milieu acide, tandis qu'elle reste intacte dans le milieu alcalin. Dans aucun cas, l'albumine ne subit de modifications appréciables.

Expérience V. — Nous avons placé un tube à essai renfermant de l'eau acidulée (HCL à 2‰), plus un cube d'albumine, à la température de 39°C. de l'étuve. L'addition de 10 cc. de l'extrait n'amène aucun changement, même au bout de 24 heures.

Expérience VI. — Dans les mêmes conditions de milieu et de température que dans l'expérience précédente, nous plaçons dans le tube à essai un morceau de fibrine en n'y ajoutant que 5 cc. de l'extrait. Au bout de 22 heures, nous observons une dissolution complète de la fibrine. Au bout du même temps et dans les mêmes conditions, nous n'obtenons rien en milieu neutre.

Expérience VII. — A la température de 39° C. de l'étuve, nous plaçons un tube à essai renfermant de l'eau à 2‰ d'HCL, nous y mettons un morceau de fibrine, mais sans ajouter d'extrait. Au bout de 20 heures, nous n'avons observé aucune dissolution de la fibrine ; elle s'est gonflée, sans se désagréger.

Expérience VIII. — Dans les mêmes conditions que dans l'expérience précédente, mais en n'ajoutant que 2 cc. de l'extrait (sur 100 cc. la totalité obtenue), nous notons une dissolution complète de la fibrine au bout de 22 heures.

Expérience IX. — Deux tubes à essai A et B remplis d'eau acidulée (2‰ d'HCL) sont maintenus à la température du laboratoire (18° C.). Dans le tube A nous mettons un morceau de fibrine, et nous ajoutons 10 cc. de l'extrait. Au bout de 20 heures la fibrine est presque entièrement dissoute : à la température de l'étuve, l'action est accélérée, mais indépendamment de la température, la fibrine se désagrège rapidement au contact de l'extrait en milieu acide, et même employé à très faible dose.

Dans le tube B, nous plaçons un morceau de fibrine dans les mêmes conditions, mais sans ajouter d'extrait : dans ce cas la fibrine se gonfle, devient transparente, sans se dissoudre même en prolongeant l'expérience au delà de 24 heures.

Expérience X. — Un tube à essai rempli d'eau avec 2‰ de carbonate de soude est placé à la température de 39° . Nous y ajoutons un morceau de fibrine et 10 cc. de l'extrait. Aucune action digestive au bout de 24 heures. La même expérience répétée avec un milieu neutre donne un résultat négatif.

Expérience XI. — Un tube à essai contenant de l'eau acidulée (HCL, 2‰) est placé à l'étuve, temp. 39° C. ; nous y mettons un morceau de fibrine avec 10 cc. de l'extrait, qui ont été préalablement porté à la température d'ébullition. Dans ces conditions la fibrine n'est pas attaquée, ce qui nous permet de conclure que l'agent protéolytique est détruit à la température de $+ 100^{\circ}$ C.

Nous avons soumis le liquide de digestion à de nombreuses analyses, en vue de savoir si l'extrait des glandes péripharyngiennes avait agi sur la fibrine dans le sens d'une digestion. Il est très difficile, en opérant sur des quantités de substances relativement faibles, de constater, par les moyens dont dispose actuellement la chimie physiologique, s'il y a vraiment eu peptonisation.

Le liquide filtré, après en avoir rigoureusement séparé les produits de transformation, nous a donné un léger précipité par le ferrocyanure de K acétique.

La substance active de l'extrait des glandes en question présente en outre quelques propriétés physiologiques qui caractérisent les ferment solubles et que nous résumons comme suit :

- 1° Elle est soluble dans l'eau ;
- 2° Elle précipite par l'alcool fort ;
- 3° Elle agit en très petites doses (2 cc. sur 100, la totalité de l'extrait obtenu).
- 4° La température *optima* est voisine de $+ 40^{\circ}$ C.
- 5° Son action protéolytique est détruite par la chaleur à la température d'ébullition.

Il résulte des expériences que nous venons de résumer, que les propriétés physiologiques de la sécrétion des glandes péripharyngiennes de la Sangsue sont identiques à celles qui caractérisent les diastases; nous pouvons donc la considérer comme formée par un enzyme, qui possède une action protéolytique de la fibrine, agissant en milieu faiblement acide à la température ambiante, à celle oscillant entre 22° C. et 39° C., et en très petites doses.

IV. — Histologie du tissu péri-intestinal, hépatique de Moquin-Tandon.

A cette place, nous voulons dire quelques mots d'un tissu particulier, pigmentaire, qui est en rapport très intime avec le tube

digestif, et qui, en outre, au point de vue physiologique, semble être en relation avec les organes de la digestion.

Macroscopiquement, il se présente sous la forme d'un réseau formant une couche brune ou verdâtre et entourant immédiatement la paroi du tube digestif. Ce réseau pigmentaire est particulièrement abondant dans la région stomacale et intestinale. Il paraît formé d'une grande quantité de fins canalicules sinueux qui se ramifient et s'enchevêtrent dans toutes les directions, présentant ici et là des épaississements dûs à leur enroulement sur eux-mêmes, pour se terminer enfin en culs-de-sac.

Ce tissu a reçu différents noms : MOQUIN-TANDON (12) le désigne sous le nom de tissu hépatique. BOJANUS (48), CARUS (6), BLAINVILLE (44, 45), BRANDT (49), MILNE EDWARDS (71), KUNTZMANN (10) l'ont décrit comme un foie.

Ce dernier auteur le désigne sous le nom de *Tunica villosa* et KNOLZ (20) l'appelle *Tunica cellulosa*. Contrairement aux auteurs précités, GRATIOLET (7) admet que ce tissu fait partie du système sanguin et il le désigne sous le nom de *réseau variqueux*. Ces canalicules, comme nous avons pu nous en rendre compte sur un grand nombre de coupes, ne font pas partie de la paroi du tube digestif, comme le veut MARCHESINI (35), qui les décrit dans le stratum conjonctif de la muqueuse intestinale ; il leur reconnaît en outre une communication directe avec l'intérieur du tube digestif.

Elle a été également admise par BRANDT (49) qui pense que ces canaux vont déboucher dans l'estomac. LEYDIG (22), au contraire, admet qu'ils ne sont jamais en rapport avec la cavité du tube digestif. Quoique nous pensions que la substance contenue dans les tubes en question passe à l'intérieur du tube digestif pour être évacuée par l'anus, nous n'avons jamais constaté de communication entre eux et le lumen du canal digestif. LEYDIG combat l'opinion que la couche colorée, qui enveloppe l'intestin médian des Hirudinées, soit de nature hépatique, il montre

qu'elle est formée de tissu conjonctif et qu'elle doit être rapprochée du corps graisseux des Arthropodes.

Des cellules analogues existent associées aux cellules épithéliales du tube digestif chez l'Aphrodite et chez le Lombric ; ces éléments jouent un rôle excréteur et, d'après CUÉNOT (58), déversent dans l'intestin leur produit d'excrétion. Elles correspondent chez la Clepsine aux *cellules acides*, décrites par KOWALEWSKY (66, 67), et qui éliminent les substances injectées dans le coelome. Les canaux, formant le tissu pigmentaire péri-intestinal, sont remplis d'une substance verte, que MILNE EDWARDS considère comme un produit biliaire, et que les Sangsues, à jeûn depuis longtemps, évacuent en grande quantité. Sur les coupes transversales, il est facile de se rendre compte que les canalicules pigmentaires (Pl. 5, fig. 3, *ce* et Pl. 6, fig. 10, *c*) sont tapissés intérieurement de cellules de nature glandulaire, et renfermant de grosses granulations fortement réfringentes, jaunes ou vertes.

Ce sont des produits de désassimilation, qui semblent se former aux dépens du sang et que ces cellules ont pour fonction d'éliminer. Chez les Oligochètes, CUÉNOT (57) et DE BOCK (47) ont décrit des granulations d'excrétion dans l'épithélium intestinal. RÉMY-SAINT-LOUP (56) décrit ces cellules granuleuses comme des cellules hépatiques, et MILNE EDWARDS (71) pense que les granulations qu'elles renferment sont un produit biliaire. De même, par des expériences, dont il ne donne qu'une indication très sommaire, MARCHESINI (35) conclut que la substance sécrétée par ces cellules est un produit biliaire. Chez le Lombric, FRÉDÉRICQ (30) ne put déceler la présence de pigments biliaires.

RAY-LANKESTER (24) et BOURNE (18) décrivent ces cellules, le premier, sous le nom de *tissu bothryoïdal*, le second, sous celui de *cellules bothryoïdales*, et sont les premiers à leur reconnaître une nature conjonctive, qui les éloigne des formations hépatiques auxquelles plusieurs auteurs les rattachaient.

RAY-LANKESTER pense que ce tissu a la même signification que la tunique intestinale colorée en jaune des Chétopodes et plus spécialement des Oligochètes : il ne doit pas être séparé d'une façon absolue du tissu hépatique¹, cependant l'auteur n'admet pas comme possible que ces cellules sécrètent un suc digestif.

SCHNEIDER (25) envisage ces éléments comme le produit d'une différenciation d'un épithélium coelomic originel, et il les compare aux cellules chloragogènes des Oligochètes. Dans ses études biologiques sur les Clepsines, KOWALEWSKY étudie accidentellement les cellules du tissu bothryoïdal d'*Hirudo*, qu'il compare au point de vue physiologique aux cellules acides des Clepsines, qui ont reçu de BOURNE le nom de *coelomic épithélium*, et qui sont capables d'éliminer le carmin d'indigo. Il est très probable que ces cellules proviennent d'un épithélium coelomic primitif, et que, chez la Sangsue, elles se soient adaptées à une fonction particulière. Les expériences de DARBOUX (59) et de KOWALEWSKY montrent qu'on peut rapprocher ces éléments des cellules somatiques d'autres Vers, sur lesquelles se localise une fonction excrétrice. GRAF (61) a fait une étude très soignée de ces cellules, qu'il appelle *excretophoren*; il a démontré expérimentalement que le contenu de ces éléments est un produit d'excrétion, que CUÉNOT (57) fait provenir des cellules amiboïdes du sang. Après avoir nourri des *Nepheleis* avec de la poudre de carmin, GRAF trouva de fines granulations de la matière colorante en dehors du tube digestif dans les cellules excrétophores; il montra par là que ces éléments absorbent les produits de désassimilation en vue de leur expulsion, ou les déposent dans les tissus sous forme de pigment.

¹ RAY-LANKESTER considère les granulations verdâtres, que renferment les cellules de l'épithélium intestinal du Chétopère comme étant un produit biliaire. *On the Green Pigment of the Intestinal wall of the annelid Chætopterus*. Quarterly Journal of microsc. sc., 1897, p. 447-463, pl. XXXIV-XXXVII.

L'auteur les considère comme dérivant de l'endothélium primitif, tapissant la cavité du corps : c'est aussi l'avis de KÜKENTHAL¹, qui les appelle *Chloragogenzellen*. Ce dernier auteur reconnaît aussi que les granulations contenues dans leur plasma sont des produits d'excrétion. On peut constater par des injections physiologiques que la substance sécrétée par ces cellules, sous la forme de granulations vertes (Pl. 7, fig. 17, *gv*), possède une réaction acide de même que la substance verdâtre qui sort par le rectum. En outre, la propriété de ces cellules d'absorber le carmin d'indigo les rapproche des cellules à vacuoles excrétrices que présentent les cæcums du tube digestif de l'Aphrodite. Il est important de noter que chez la Sangsue, les cellules excrétrices ne sont jamais localisées dans la paroi même du tube digestif, comme c'est le cas dans plusieurs espèces d'Annélides, dont les cæcums gastriques ont une remarquable analogie de structure et de fonction avec le foie des Mollusques².

Le plus généralement, les cellules pigmentaires du tissu bothryoïdal sont localisées dans les canalicules entourant le tube digestif, et dont elles tapissent la paroi interne (Pl. 6, fig. 10, *cp*) ; elles peuvent aussi se grouper en dehors des canalicules et former de véritables capsules que l'on peut considérer comme un reste du cœlome (fig. 17, *c*).

Enfin, nous avons rencontré ces mêmes éléments à l'intérieur des vaisseaux sanguins, disposés à la façon des cellules endothéliales (fig. 15, *cb*) ; ces faits feraient supposer que les cellules en question sont capables de migrer à l'extérieur des canaux où on les rencontre le plus souvent, nous n'avons toutefois pu recueillir aucun fait venant le confirmer. KOWALEWSKY admet

¹ KÜKENTHAL, W., *Ueber die lymphoïden Zellen der Anneliden*. Zeitschr. Bd. XVIII, 1885.

² Voir à ce sujet : BARFURTH, *Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber*. Arch. f. microsc. Anat., t. XXII, 1883, et CUÉNOT, Arch. de Biol., t. XII, 1892.

que les cellules du tissu bothryoïdal forment les parois des vaisseaux sanguins et GRAF décrit des cellules analogues (excrétophores) à l'intérieur des capillaires du coelome de *Nephelis*. Les cellules pigmentaires, qui tapissent les canalicules entourant le tube digestif, sont ovales, et dans leur plus grand diamètre mesurent de 17 à 20 μ .

Chaque cellule est formée par un cytoplasma, dont la portion superficielle présente une structure réticulée (Pl. 7, fig. 16, *r*), qui n'est pas visible lorsque la cellule est remplie de granulations (fig. 17, *cb*) ; au centre se trouve le noyau. Les grains colorés occupent, d'après KOWALEWKSY, $\frac{1}{3}$ de l'épaisseur de la cellule.

Le protoplasma peut présenter des vacuoles dont le contenu est acide, et qui se colorent faiblement dans l'éosine, tandis que le reste de la cellule et son contenu ne se colorent pas (fig. 15, *v*). Nous avons constaté que la substance verte, que renferment ces cellules, se retrouve dans la cavité intestinale et qu'elle est abondamment expulsée par l'anus chez des individus qui ont jeûné pendant plusieurs mois.

JOSEPH (65) pense que le pigment vert provient de l'hémoglobine du sang ingéré et que les canaux pigmentaires n'existent pas chez les jeunes Sangsues qui se nourrissent de sang décoloré. Ceci semble indiquer qu'il existe une relation physiologique entre la cavité digestive, où s'accumule le sang sucé, et les canaux en question.

La substance excrétée par les cellules du tissu bothryoïdal est soluble dans l'eau et cristallise en prismes orthorhombiques ; elle présente en outre la réaction de la murexide. Nous pensons que ces cellules possèdent une fonction excrétrice et qu'elles éliminent normalement des dérivés de l'acide urique ; la couche colorée, péri-intestinale ne possède donc pas les attributs d'un véritable foie, comme plusieurs auteurs l'ont prétendu.

Nous arrêterons là notre exposé sur ces organes, qui présentent des connexions intimes avec le tube digestif d'*Hirudo*.

Pour plus de détails nous renvoyons aux travaux des auteurs que nous avons cités ainsi qu'à celui de SCHIMKEWITSCH (72).

CONCLUSIONS

1° L'estomac de la Sangsue, par suite de sa vie pseudo-parasitaire, aussi bien par sa morphologie que par sa structure, s'est adapté à absorber d'un seul coup la plus grande quantité de nourriture.

2° Le tube digestif présente une structure simplifiée et une différenciation peu avancée de ses éléments; les parois stomacales sont réduites à deux membranes qui correspondent à la muqueuse gastrique seule des Vertébrés, mais dans un état d'infériorité.

3° Par la nature et la répartition de ses éléments, l'épithélium stomacal lui-même est glandulaire, il a conservé son caractère originel et réalise ici le type primitif de toutes formations glandulaires supérieures.

4° Tout le long du tractus, l'épithélium présente une répartition uniforme de ses éléments, dont la structure rappelle les cellules mucipares, et qui s'éloignent, soit par leur aspect microscopique, soit par leurs réactions microchimiques, des cellules à ferment.

5° Dans aucune région du tube digestif l'épithélium ne se différencie en glandes proprement dites, en sorte que, au sens histologique, il n'y a pas lieu de distinguer d'estomac véritable analogue à la partie du tractus que tapisse, chez les Vertébrés supérieurs, la muqueuse gastrique.

6° Les glandes péripharyngiennes sécrètent en tous temps un produit, formé de granulations réfringentes, de volume assez

uniforme, qui s'écoule avec une grande lenteur. Elles ne sont pas capables d'entrer d'elles-mêmes en activité, en sorte que, chez des individus à jeûn, à côté de nombreuses cellules vides, se trouvent des éléments présentant tous les stades intermédiaires de la sécrétion.

7° Leur produit de sécrétion présente certaines réactions microchimiques (oxyphilie) qui les rapprochent des cellules à ferment ; comme les grains de zymogène, il se colore en jaune d'or pâle par l'acide picrique, en rouge par l'éosine, en brun par les vapeurs osmiques, mais ne se colore pas en noir par la laque ferrique.

8° La substance active des glandes péripharyngiennes possède les propriétés caractéristiques des ferments solubles ; elle est capable de dissoudre la fibrine *in-vitro* à la température de + 40° C., ainsi qu'à la température ordinaire, et à très faible dose.

9° La couche pigmentaire entourant le tube digestif est formée d'un grand nombre de canalicules sinueux, tapissés intérieurement de grosses cellules, que l'on retrouve dans les vaisseaux sanguins ; elles ne correspondent pas physiologiquement à de véritables cellules hépatiques. Ces éléments sont remplis de grains d'excrétion, analogues à ceux que l'on trouve dans les cellules chloragènes des Oligochètes ; ils éliminent l'indigo-carmin à la façon des *cellules excrétrices* que renferment les cæcums du tube digestif de l'Aphrodite.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

I. LE TUBE DIGESTIF

A. MORPHOLOGIE.

1. AUDOUIN, V. *Articles sur la Sangsue*, dans Dict. class. d'hist. nat., Paris, in-8°, t. XV, 1829.
2. BRANDT, J.-F. *Versuch einer Anatomie des medicinischen Bluteigel*. Acad. imp. scienc. Pétersb., 1833, in-4°. Journ. Instit., t. II, 1834.
3. BRAUN, J.-E.-Ph. *Systematische Beschreibung einiger Egelarten*. Berlin, 1805.
4. CARLET, G. *Sur les mécanismes de la succion et de la déglutition chez la Sangsue*. C. R. 1888, Bd. 96, p. 1439 et 1244.
5. CARUS, G.-C. *Traité d'anatomie comparée*, t. II, Paris, 1835.
6. CARUS. *Lehrbuch der Zootomie*, Dresde, 1818.
7. GRATIOLET, Ann. sc. nat. 1862, t. XVI, p. 184.
8. HENKING, H. *Darstellung des Darmcanals von Hirudo*. Festschr., LEUCKART, Leipzig, 1892, p. 319-327, Pl. 33.
9. JOHNSON, J.-R. *A treatise on the medicinal Leech, including its medical and natural History with a description of its anatomical structure*. London, 1816, in-8°, 2 pl.
10. KUNTZMANN, J.-H.-L. *Anatomisch-physiologische Untersuchungen über den Bluteigel*. Berlin, 1817, in-8°, 5 pl.
11. MARTIN, J. *Histoire pratique des Sangsues*. Paris, 1845.
12. MOQUIN-TANDON, A. *Monographie de la famille des Hirudinées*, 2^{me} édition, avec atlas. Paris, 1846.
13. MORAND. *Observations sur l'anatomie de la Sangsue*. Hist. acad. roy. scienc. Paris, 1739, 1 pl.
14. OTTO, K.-A.-F. *Der medicinische Bluteigel*, in-12, 7 pl. Weimar, 1835.
15. PERRIER, E. *Traité de Zoologie*. Fasc. IV, p. 1740, Paris, 1897.
16. POUPART, F. *Histoire anatomique de la Sangsue*. Journ. sav., 1697.
17. RONDEAU (DU). *Mémoires sur la Sangsue médicinale*. Mém. acad. Brux., t. 3, 1783.

B. HISTOLOGIE.

18. BOURNE, A.-G. *Contributions to the anatomy of the Hirudinea*. Journ. of microsc. Science, N. S., vol. 24, 1884.
19. HOFFMANN, C.-K. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Hirudineen*. In *Natuurk. Verh. Holl. Maatsch. d. Wetensch.* 3 Verz., Haarlem, 1880.
20. KNOLZ, J. *Naturhistorische Abhandlung über die Bluteigel und ihren medicinischen Gebrauch*. Wien, 1820, in-8°, 2 pl.
21. LEUCKART, R. *Die Parasiten des Menschen*. Bd. II, 1863.
22. LEYDIG. *Traité d'histologie de l'homme et des animaux*. Trad. de l'allemand, Paris, 1866.
23. RAKOWSKI, J. *Beitrag zur Kenntnis der Struktur des Darmcanals vom medicinischen Bluteigel*. (Przyczynek do badowy przewodu pokarmowego pijanki lekarskiej.), Kosmos, Bd. 21, Lemberg, 1896, p. 82-87, 7 fig. (poln.).
24. RAY-LANKESTER. *Observations on the microscopic Anatomy of the Medicinal Leech*. Zool. Anz., Jahrg. N° 49, p. 85-90, 1880.
25. SCHNEIDER, C.-K. *Lehrbuch der Vergleichenden Histologie der Tiere*. 691 fig., Iena, 1902.
26. THOMAS, P. *Mémoires pour servir à l'histoire naturelle des Sangsues*. Paris, 1806, in-8°. 3 pl.
27. VITET, L. *Traité de la Sangsue médicinale*. Paris, 1809.
28. VOGT, C. et YUNG, E. *Anatomie comparée pratique*. T. II, p. 326. Paris, 1888.

C. PHYSIOLOGIE.

29. FABINI et BENEDETTI. *Sur le sang sucé par les Sangsues*. Arch. ital. Biol. 1891, t. XV, p. 66.
30. FRÉDÉRICQ, L. *La digestion des matières albuminoïdes chez quelques Invertébrés*. Bull. de l'Acad. r. de Belg., 2^{me} série, t. XLVI, 1878, et Arch. de Zool. exp., t. VII, 1878.
31. FÜRTH (VON), O. *Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere*. Iéna, 1903.
32. KRUKENBERG, C.-F.-W. *Vergl. physiol. Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge*. Unters. a. d. physiol. Inst. d. Univ. Heidelberg., Bd. II.

33. — *Untersuchung bitterschmeckender Ervertebratenlebern, resp. deren Sekrete, auf Gallensäuren.* Vergl. Studien, 2. Reihe, I. Abt., 1882, p. 175-179.
34. — *Ueber die Enzyymbildung in den Geweben und Gefässen der Ervertebraten.* Ibid., p. 338-365.
35. MARCHESINI, R. *Organi digerenti e digestione delle Sanguisughe.* In: Lo Spallanzani, Anno 17. p. 138-142.
36. PALLAS, E. *Observations sur les changements du sang dans le tube digestif des Sangues.* Rec. mém. méd., chir. et pharm. milit., Paris, t. 19, 1826.
37. STIRLING et BRITO. *On the digestion of blood by the common leech and on the formation of haemoglobin crystals.* Journ. of Anat. and Physiol., 16. 1882, p. 446-457.
38. WILLEM et MINNE. *Recherches sur la digestion et l'absorption intestinale chez le Lombric.* Livre jubilaire dédié à Charles van BAMBEKE, Bruxelles, 1899, p. 201-223.

II. ORGANES ANNEXES DU TUBE DIGESTIF

A. HISTOLOGIE.

39. APATHY, S. *Die Halsdrüsen von Hirudo medicinalis L., mit Rücksicht auf die Gewinnung des gerinnungshemmenden Secrets.* Biol. Centralbl., XVIII. Bd., p. 218-229.
40. — *Die Beschaffenheit und Funktion der Halsdrüsen von Hirudo medicinalis, L. (mit Rücksicht auf die klinische Verwendung ihres Secrets.)* Rev. d. Ertesitő. Sitz. d. med. nat. Sect. d. Sieben. Mus., I, med. Abt., Bd. XIX (1897). XXII. Jahrg.) S. 37-77. Taf. IV-VI.
41. BERTELLI, D., *Ricerche anatomiche sulle Glandule perifaringee e sulle Glandule labiali della « Hirudo medicinalis ».* Funzione delle glandule perifaringee. Monit. Zool. Ital., anno VII, fasc. 6-7. 1896.
42. — *Glandule salivari nella Hirudo medicinalis, L.* Atti. Soc. Tosc. Sc. N. Pisa. Proc. Verb., vol. 6 p. 29-32 et vol. 5 p. 284-285.
43. — *Sulle glandule salivari nella Hirudo medicinalis.* Arch. it. Biol., I, II, fasc. 3, p. 422-423 et dans Proc. verb. Soc. Tosc.
44. BLAINVILLE. *De l'organisation des animaux, ou principes d'anatomie comparée.* Paris, 1822. in-8°, t. I.

45. — Diet. scienc. nat., t. 47, 1827, p. 205 et t. 57, 1828, p. 365.
46. BLANCHARD, R. *Traité de zoologie médicale*. Paris, 1890.
47. BOCK (DE). *Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles*.
Revue suisse de zoologie, t. VIII, 1900.
48. BOJANUS, L.-H. *Ueber den Bau des Blutegels*, 1827.
49. BRANDT et RATZBOUR. *Medicinische Zoologie*, etc., Bd. II. Berlin 1833.
50. CROOCKEWIT, J.-M. *Notes on the Structure of the Lours and salivary glands of Hirudo medicinalis*. Utrecht 1894.
51. — *Ueber die Kiefer der Hirudineen*. Zool. anz., XVI. Jahrg., p. 427-429.
52. CUVIER, G. *Leçons d'anatomie comparée*. T. II, Bruxelles, 1849.
53. LEUCKART, R. *Ueber die Speicheldrüsen der Hirudineen*. Ber. d. K. Sächs. Ges. der Wis. 1892, p. 556-558. 1892.
54. LEYDIG, F. *Anatomie von Piscicola geometrica mit theilweiser Vergleichung anderer einheimischer Hirudineen*. Zeitschr. f. Wiss. Zool. Bd. I, 1849.
55. — Archiv. f. microsc. Anat., t. I.
56. SAINT-LOUP, R. *Recherches sur l'organisation des Hirudiniées*. Annales des Sciences nat., t. XVIII, Paris, 1884.

B. PHYSIOLOGIE.

57. CUÉNOT, L. *Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques*. Arch. zool. exp., t. IX.
58. — *Etudes physiologiques sur les Oligochètes*. Arch. de Biol., t. XV, 1897.
59. DARBOUX, J.-G. *Recherches sur les Aphroditieus*. (Thèse de la Faculté des Sciences de Paris). 1 vol. in-8, Lille. 1900.
60. DICKINSON, W.-L. *Note on « Leech-extract » and its action on Blood*. Journal of Physiology V. X., ibid., XI, p. 566.
61. GRAF, A. *Hirudineenstudien*. Nova Acta Abh. d. Kaiserl. Leop. carol. Deutsch. Akad. d. Naturf., Bd. LXXII, Nr. 2.
62. — *Ueber den Ursprung des Pigments und der Zeichnung bei den Hirudineen*. Zool. Anz., XVIII. Jahrg., 1895.
63. HAYCRAFT, J.-B. *Ueber die Einwirkung eines Secretes des officiellen Blutegels auf die Gerinnbarkeit des Blutes*. Arch. f. experim. Pathol. und Pharm., Bd. XVIII. 1884, p. 209-217.
64. — *On the Action of a secretion obtained from the medicinal Leech on the Coagulation of the Blood*. Proceedings of the royal Society, V, XXXVI.

65. JOSEPH, G. *Ueber die dunkelgrünen Pigmentnetze im Körper des Blutegels*. Zool. Anz., 1883. Nr. 141.
 66. KOWALEWSKY, A. *Etudes biologiques sur quelques Hirudinées*. C. R. de l'Acad. des Sciences de Paris, t. CXXII, 1896.
 67. — *Etudes biologiques sur les Clepsines*. Mém. acad. Impér.-Sc. St-Petersbourg, sér. 8, vol. 5, n° 3, 1897, p. 1-15, tab. II.
 68. *Etude biologique de l'Hæmenteria Costata (Müller)*. Mém. acad. Impér. Sc. St-Petersbourg, sér. 8, vol. XI, n° 1, 1899, avec 10 pl.
 69. KUTZNETZOW. *Ueber den Einfluss des Sekretes des medizinischen Blutegels auf die Blutgerinnung*. Journ. der russ. Gesel. zur Erhaltung der Volksgesundheit, Petersburg, Nov. 1895 (cit. nach HERMANN's Jahresber. f. 1895, p. 188).
 70. LEDOUX, A. *Recherches comparatives sur les substances principales qui suspendent la coagulation du sang*. Archives de Biologie de E. van BENEDEN, t. XIV.
 71. MILNE EDWARDS, H. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*. T. V, Paris, 1859.
 72. SCHIMKEWITSCH. *Ueber die excretorische Thätigkeit des Mitteldarmes der Würmer*. Biol. Centralbl., 14. Bd., 1894, p. 838.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION	151
HISTORIQUE	153
EXPOSÉ DE LA TECHNIQUE	160

PREMIÈRE PARTIE

LE TUBE DIGESTIF.

I. Morphologie du tube digestif d'*Hirudo medicinalis*.

§ I. Région antérieure	165
§ II. Région moyenne.	166
§ III. Région postérieure	173

II. Structure du tube digestif d'*Hirudo medicinalis*.

§ I. Histologie du pharynx	175
§ II. Histologie de la partie latérale de la paroi stomacale	177
§ III. Histologie de l'épithélium stomacal	181
§ IV. Histologie de la partie médiane de la paroi stomacale.	196
§ V. Observations physiologiques	197
§ VI. Histologie de l'intestin	202

DEUXIÈME PARTIE

LES ORGANES ANNEXES DU TUBE DIGESTIF.

III. Structure et fonction des glandes péripharyngiennes	205
IV. Histologie du tissu péri-intestinal, hépatique de Moquin-Tandon	226
CONCLUSIONS	232
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	234
